

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

Vol.30 n° 2 - Juin 1980



MASSON

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

# VIE ET MILIEU

## PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

LABORATOIRE ARAGO - UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

*Vie et Milieu* publie des contributions dans les domaines de l'Ecologie, de la Biologie et de la Systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres. Toutes les disciplines de l'Océanographie y sont représentées, y compris les aspects géologiques et physiques.

La revue est une publication trimestrielle; chaque volume annuel comprend 4 fascicules groupant 400 pages et présente des articles originaux, des communications de synthèse et des notes brèves, en Français ou en Anglais.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou par Mme N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés qu'après avoir été soumis à l'approbation scientifique de deux lecteurs dont les commentaires restent anonymes.

### Membres du Comité scientifique international :

A. ANGELIER (Toulouse, France), M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BATTAGLIA (Padoue, Italie), M. BLANC (Paris, France), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), P. BOUGIS (Paris, France), C. COMBES (Perpignan, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), J. FOREST (Paris, France), R. HESSLER (La Jolla, U.S.A.), A. IVANOFF (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), L. LAUBIER (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), R. MARGALEF (Barcelone, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France), E. VIVIER (Lille, France).

## Abonnements/Subscriptions 1980

	FRANCE	AUTRES PAYS, sauf (1)
Un an ( <i>Annual Subscription</i> ) .....	265 FF	290 FF

Adresser le paiement à l'ordre de : / Address payment to the order for :

SPPIF, B.P. 22, 41350 Vineuil (France).

(1) Pour les pays suivants, s'adresser à / For the following countries, please contact :

BELGIQUE	L.C.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles
CANADA	Somabec, 2475 Sylva Caplin, B.P. 295, St-Hyacinthe, Québec
ESPAGNE	D.I.P.S.A., Francisco Aranda 43, Barcelona 5
ITALIE	Etni S.p.a., Via San Simpliciano 2, 20121 Milano
RÉP. FÉD. D'ALLEMAGNE	Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D - 7000 Stuttgart1
SUISSE, AUTRICHE, GRÈCE, TURQUIE, YOUGOSLAVIE, MOYEN-ORIENT	Crispa s.a., 16, avenue de Beaumont, CH 1700 Fribourg
USA	Masson Publishing USA, Inc., 14 East 60th Street, New York, NY 10022
BRÉSIL	Editores Masson do Brasil, Ltda, Rua da Quitanda, 20, Sala 301, 20000 Rio de Janeiro, R.J.
MEXIQUE, BOLIVIE, CHILI, COLOMBIE, COSTA-RICA, CUBA, ÉQUATEUR, GUATEMALA, HAÏTI, HONDURAS, NICARAGUA, PANAMA, PARAGUAY, PÉROU, SALVADOR, URUGUAY, VENEZUELA	Masson Editores, S. de R.L. de C.V., Dakota 383, Colonia Napoles, Mexico 18, D.F.

\* Les abonnements sont mis en service dans un délai de quatre semaines après réception du paiement / Subscriptions begin 4 weeks following receipt of payment.

\* Les abonnements partent du premier numéro de l'année / Subscriptions begin with the first calendar year.

\* Les réclamations pour les numéros non reçus doivent parvenir dans un délai maximum de six mois après la parution / Claims may be submitted to the publisher for missing issues for a period of 6 months after publication of each individual issue.

Numéros séparés de l'année et volumes antérieurs (jusqu'à épuisement du stock) / Back issues and Volumes :  
Masson Services, 64, boulevard Saint-Germain, 75005 Paris (Tél. : 325-74-73 et 326-68-45)

Masson Éditeur  
Paris, New York, Barcelone, Milan

à Paris, 120 bd St-Germain, 75280 Paris Cedex 06  
Téléphone : 329-21-60.

# VARIATIONS DU TAUX D'ASSIMILATION DU $^{14}\text{C}$ PAR LE PHYTOPLANCTON EN FONCTION DE LA DURÉE D'INCUBATION

Guy JACQUES

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

PRODUCTION PRIMAIRE  
MÉTHODE AU  $^{14}\text{C}$   
INCUBATION

**RÉSUMÉ.** – L'auteur teste l'influence de la durée d'incubation sur le taux d'assimilation photosynthétique mesuré par la méthode au  $^{14}\text{C}$  sur des communautés phytoplanctoniques. A éclaircissement constant, deux types de réponses sont enregistrées : soit une constance du taux de fixation, soit une diminution très marquée entre 10 et 30 minutes; elle peut être attribuée à un léger retard de l'excrétion par rapport à la fixation. *In situ* les incubations de 1/2 journée solaire conduisent, sur des eaux fertilisées, à des valeurs de production journalière supérieures à celles dérivées d'expériences de 24 heures qui sont d'autant plus à déconseiller que leur coefficient de variation est deux fois plus élevé.

PRIMARY PRODUCTION  
 $^{14}\text{C}$  METHOD  
INCUBATION

**ABSTRACT.** – The author studies the influence of the duration of incubation on the rate of photosynthetic assimilation in phytoplankton communities with the  $^{14}\text{C}$  method. With constant illumination, two types of response are observed : either a constant fixation rate, or a very distinct decrease between 10 and 30 minutes, which can be interpreted as the result of a slight time lag in excretion. *In situ*, incubations lasting 1/2 solar day in fertilized water result in higher production rates per day than 24 hours experiments. Moreover, the variation coefficient is twice as high in 24 hours incubations, so that this kind of experiment must be considered as unreliable.

## I. INTRODUCTION

Très largement utilisée depuis son adaptation au monde marin par Steemann-Nielsen (1952), la méthode au  $^{14}\text{C}$  pose encore aujourd'hui de très nombreux problèmes d'interprétation des résultats (Sournia, 1971) :

- des problèmes fondamentaux liés à la physiologie des Algues : respiration, recyclage, excrétion de C organique, fixation non photosynthétique, fixation de C organique, rythme nyctéméral, etc.
- problèmes expérimentaux : mesure de l'activité des solutions, type de compteur, autoabsorption par le seston, effet des parois, influence de la filtration, etc.

A toutes les étapes de la méthode, le phytoplanctologiste doit souvent opter pour le moins mauvais choix, avec parfois des exigences contradictoires. Il en est bien

ainsi en ce qui concerne le temps d'incubation et son influence sur la mesure de la production primaire, sujet sur lequel nous apportons quelques résultats nouveaux.

Si quelques auteurs ne trouvent pas de modification du taux d'assimilation en fonction de la durée d'incubation (Eppley & Sloan, 1965; Steemann Nielsen, 1965), la majorité d'entre eux montre, au contraire, une influence marquée de cette durée. Eppley & Sharp (1975) montrent, sur des eaux du Pacifique central, que les incubations de 1/2 journée solaire et de 24 heures conduisent à des résultats très voisins en valeur absolue : autrement dit, le taux horaire de fixation à la lumière est double dans les expériences à court terme. La respiration nocturne serait à la base de cette différence. Pour McAllister *et al.* (1964) c'est l'excrétion qui introduirait une différence en fonction de la longueur d'incubation; si l'on mesure le taux de photosynthèse par la méthode de

l'oxygène, on supprime d'ailleurs cette variation. Cette interprétation a été critiquée par Steemann Nielsen (1965) et Eppley & Sloan (1965) pour qui les observations tiennent à l'utilisation d'intensités différentes pendant la mesure et durant la culture de l'Algue *Skeletonema costatum*. Quant à Barnett & Hirota (1967), ils obtiennent, sur des communautés naturelles, des résultats contradictoires qu'ils attribuent à des différences de composition spécifique des communautés.

Les résultats que nous présentons ici correspondent à une série d'expériences : 1) sur du plancton naturel incubé en lumière artificielle à  $0,068 \text{ ly.mn}^{-1}$ ; 2) sur du plancton cultivé et incubé *in situ*, dans un bac de 2 000 litres et  $6 \text{ m}^2$  de surface.

Les mesures de production sont réalisées par la méthode au  $^{14}\text{C}$  : inoculation de 1 ml d'une solution à  $8 \mu \text{ Ci.ml}^{-1}$ , avec trois sous-échantillons clairs et un échantillon noir pour chaque temps d'incubation. Les échantillons sont filtrés sur membrane en ester de cellulose de  $0,8 \mu\text{m}$  et comptés sur un détecteur à flux gazeux D 470 Nuclear Chicago. Les résultats indiqués correspondent à la différence flacon clair - flacon noir. Ce sont ces valeurs qui servent à l'établissement du coefficient de variation.

## II. RÉSULTATS

### 1. Temps d'incubation à éclairement constant

Dix expériences ont été réalisées, avec à chaque fois une mesure en triple, ce qui permet de tester la variabilité liée aux facteurs autres que la durée d'incubation : sous-échantillonnage, comptage, inoculation, filtration, etc. Le coefficient de variation est (fig. 1) : inférieur à 5% dans 40% des cas, inférieur à 10% dans 70% des cas et en dessous de 15% dans 83% des expériences. Nous prendrons cette limite de 15% comme valeur de travail.

La variabilité mesurée dépend de la durée d'incubation (Tabl. I). Elle diminue d'abord de 10 mn à 3 h, ce qui semble normal, mais elle s'élève ensuite fortement : 9% pour les incubations de 4 h 30 mn et plus de 15% pour celles de 6 h. D'après les nombreux travaux sur l'excrétion qui se manifeste surtout au-delà de 2 à 3 heures, on peut penser que c'est ce facteur, relativement variable, qui intervient.

TABLEAU I

Influence du temps d'incubation sur le coefficient de variation de la fixation  $^{14}\text{C}$  (mesures en trois exemplaires).

*Influence of incubation length on the variation coefficient of  $^{14}\text{C}$  fixation (in triplicate).*

Temps d'incubation	10 mn	30 mn	1 h	3 h	4 h 30	6 h
Cv moyen	12,8	8,4	7,2	4,5	8,8	15,3

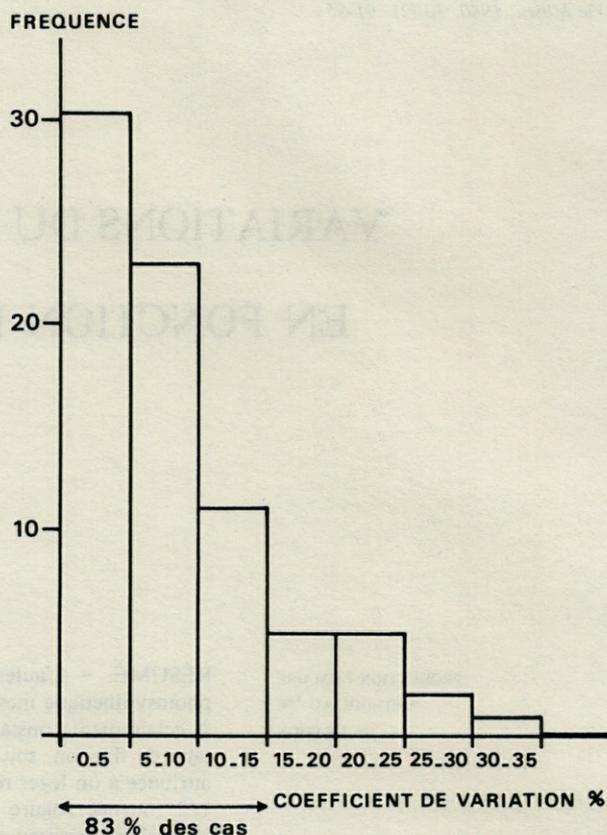


Fig. 1. - Coefficient de variation de la mesure de production par la méthode au  $^{14}\text{C}$ , établi à partir de 10 séries de 7 mesures sur triple échantillon.

*Variation coefficient of the measurement of production by the  $^{14}\text{C}$  method calculated from 10 series of 7 measurements in triplicate.*

L'évolution, en fonction du temps d'incubation, est variable d'une expérience à l'autre, les résultats appartenant à deux catégories (fig. 2) :

- parfois, il n'y a pratiquement pas de changement de l'assimilation en fonction du temps ou, du moins, ces changements sont à la limite de la signification (coefficient de variation de 15%). C'est le cas des 4 expériences du centre de la figure 2.
- parfois, on observe une diminution marquée de la fixation horaire surtout entre 10 et 30 mn mais, également, quoique plus atténuée, entre 30 mn et 1 h. Au-delà de la première heure, le taux diminue partout de façon similaire jusqu'à 6 heures (fig. 2, courbes du haut). Cette décroissance entre la première et la sixième heure, conduit à une courbe de variations analogue à celle décrite par Barnett & Hirota (1967) sur des communautés naturelles et pour une gamme de productions voisine. Elle diffère, par contre, de celle obtenue par McAllister *et al.* (1964) sur *Skeletonema costatum* où la fixation augmente après 4 heures, ce que ces auteurs attribuent à une excrétion, dans les premières heures, de molécules néoassimilées, ce qui apparaît peu vraisemblable.

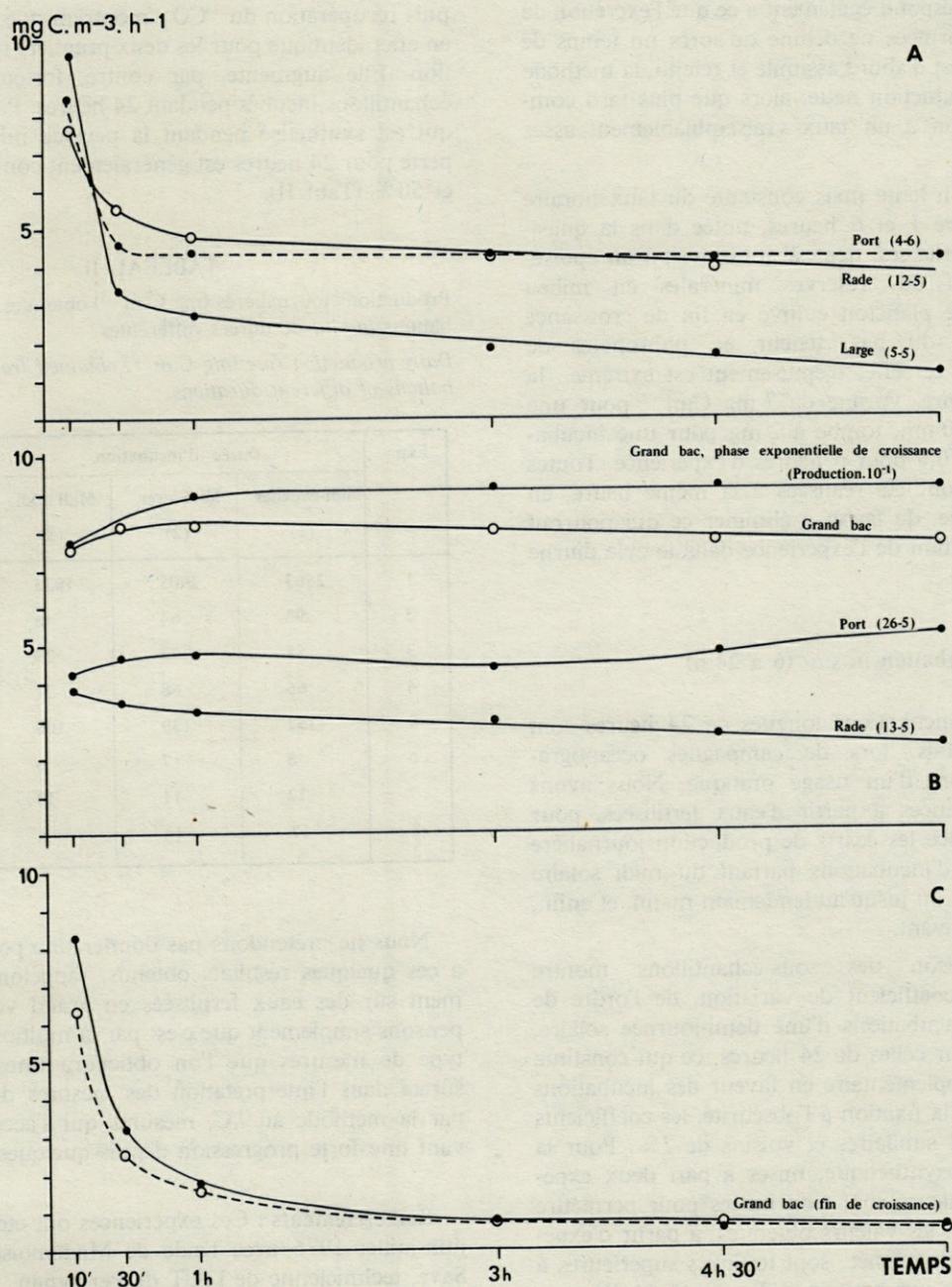


Fig. 2. — Production horaire en fonction du temps d'incubation de 10 minutes à 6 heures. A) eaux côtières de Banyuls (Golfe du Lion) présentant une rapide diminution de la fixation; B) eaux côtières et eaux fertilisées présentant une constance du taux de fixation; C) eaux provenant d'expériences de fertilisation en fin de croissance.

Hourly production rate at different incubation lengths, from 10 minutes to 6 hours. A, coastal waters from Branyuls (Gulf of Lion, western Mediterranean) showing a rapid decrease in fixation. B, coastal and fertilized waters showing almost constant rates of fixation. C, fertilized waters experiments in the senescent phase, showing a decrease in the rate of fixation due to excretion and lowered nutrient content.

La décroissance du taux de fixation en début de période d'incubation apparaît plus rapidement dans nos expériences que dans celles de Barnett & Hirota. La différence d'intensité lumineuse, entre celle qui existe *in situ* et celle utilisée pendant l'incubation, ne semble pas en être la cause puisque ces derniers auteurs constatent un phénomène voisin alors que leurs échantillons sont

incubés *in situ*. Cette brusque diminution est accentuée en raison de la fixation du carbone qui se produit en dehors de la période d'incubation, notamment durant la filtration. Ce « bruit de fond » conduit à une valeur surestimée surtout pour le point 10 mn (production photosynthétique minimale); ceci accentue l'effet de décroissance du début des courbes (fig. 2). Mais, cette

diminution correspond également à ce que l'excrétion de molécules néoformées ne débute qu'après un temps de latence. Le  $^{14}\text{C}$  est d'abord assimilé et retenu, la méthode mesurant la production nette, alors que plus tard commence l'excrétion à un taux vraisemblablement assez constant.

La diminution lente mais constante du taux horaire de fixation, entre 1 et 6 heures, notée dans la quasi-totalité des expériences, tient, à notre avis, à un épuisement progressif des réserves minérales en milieu confiné. Dans le plancton cultivé en fin de croissance (fig. 2, courbes du bas, teneur en phosphates de  $0,08 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ), cet effet d'épuisement est extrême : la production horaire, voisine de  $7 \text{ mg} \cdot \text{C} \cdot \text{m}^{-3}$  pour une incubation de 10 mn, tombe à  $2 \text{ mg}$  pour une incubation de 1 h et à  $0,6$  pour 6 heures d'expérience. Toutes les expériences ont été réalisées à la même heure, en début de matinée, de façon à éliminer ce qui pourrait être dû à la position de l'expérience dans le cycle diurne (Sadvidge, 1978).

## 2. Temps d'incubation *in situ* (6 à 24 h)

*A priori*, les incubations longues de 24 heures sont déconseillées. Mais, lors de campagnes océanographiques elles sont d'un usage pratique. Nous avons réalisé 8 expériences à partir d'eaux fertilisées, pour mettre en évidence les écarts de production journalière établis à partir d'incubations partant du midi solaire jusqu'au coucher ou jusqu'au lendemain matin, et enfin, jusqu'au midi suivant.

La comparaison des sous-échantillons montre d'abord que le coefficient de variation, de l'ordre de 10% pour les incubations d'une demi-journée solaire, passe à 21% pour celles de 24 heures, ce qui constitue un argument supplémentaire en faveur des incubations courtes. Quant à la fixation à l'obscurité, les coefficients de variation sont similaires et voisins de 7%. Pour la production photosynthétique, mises à part deux expériences où les valeurs sont trop basses pour permettre une comparaison, les valeurs obtenues, à partir d'expériences d'une demi-journée, sont toujours supérieures à celles dérivées des incubations midi-midi (Tabl. II).

Nous retrouvons sur du plancton fertilisé, des résultats identiques à ceux de Eppley & Sharp (1975) sur des communautés naturelles du Pacifique. L'écart, très marqué, varie entre 30% et plus de 100%. On peut penser qu'il tient à la respiration nocturne qui utilise une partie des molécules assimilées durant l'après-midi. Mais, les valeurs obtenues à partir d'incubations de 1/2 journée et des 1/2 journée + nuit sont très proches, ce qui infirme cette hypothèse (Tabl. II). Il faut donc admettre que ce « déficit » de production lors des expériences de 24 heures tient :

- 1) à l'épuisement des réserves minérales dans le flacon d'incubation;
- 2) à l'accélération de l'excrétion organique. Des mesures parallèles sur les filtrats, après décarbonatation

puis récupération du  $^{14}\text{CO}_2$ , montrent que l'excrétion est en effet identique pour les deux premiers types d'incubation. Elle augmente, par contre, fortement pour les échantillons incubés pendant 24 heures. Par rapport à ce qui est synthétisé pendant la période midi-coucher, la perte pour 24 heures est généralement comprise entre 20 et 50% (Tabl. II).

TABLEAU II

Productions journalières ( $\text{mg} \cdot \text{C} \cdot \text{m}^{-3}$ ) obtenues à partir d'incubations *in situ* de durées différentes.

Daily production rate ( $\text{mg} \cdot \text{C} \cdot \text{m}^{-3}$ ) obtained from *in situ* incubations of different durations.

Exp.	Durée d'incubation			Différence (1)-(3)/(1)
	Midi-coucher (1)	Midi-lever (2)	Midi-midi (3)	
1	2563	2905	1935	24 %
2	98	64	46	53 %
3	55	73	29	47 %
4	66	68	51	23 %
5	152	139	106	30 %
6	6	7	6	0 %
7	12	11	13	—
8	17	15	8	53 %

Nous ne prétendons pas donner une portée générale à ces quelques résultats obtenus, rappelons-le, uniquement sur des eaux fertilisées en grand volume. Nous pensons simplement que c'est par la multiplication de ce type de mesures que l'on obtiendra une plus grande sûreté dans l'interprétation des mesures de production par la méthode au  $^{14}\text{C}$ , mesures qui s'accroissent suivant une forte progression depuis quelques années.

**Remerciements :** Ces expériences ont été réalisées en juin-juillet 1976 avec l'aide de Mademoiselle Palisses-Save, technicienne de l'IUT de Perpignan.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARNETT, A.M. & HIROTA, J., 1967. Changes in the apparent rate of  $^{14}\text{C}$  uptake with length of incubation period in natural phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, **12** : 349-353.
- EPPLEY, R.W. & SLOAN, P.R., 1965. Carbon balance experiments with marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Board, Can.*, **22** : 1083-1097.
- EPPLEY, R.W. & SHARP, J., 1975. Photosynthetic measurements in the central North Pacific : the dark loss of carbon in 24-h incubations. *Limnol. Oceanogr.*, **20** : 981-983.

- McALLISTER, G.D., SHAH, N. & STRICKLAND, J.D.H., 1964. Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity, a comparison of methods. *J. Fish. Res. Board, Can.*, **21** : 159-181.
- SADVIDGE, G., 1978. Variations in the progress of  $^{14}\text{C}$  uptake as a source of error in estimates of primary production. *Mar. Biol. (N.Y.)*, **49** : 295-301.
- SOURNIA, A., 1971. Mesure de la productivité primaire des océans par la méthode au  $^{14}\text{C}$ . *Terre Malgache*, **12** : 251-267.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1952. The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **18** : 117-140.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1965. On the determination of the activity in C-14 ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (suppl.) : R 247 - R 252.

Accepté le 11 septembre 1979



# ORIGINE ET IMPORTANCE DES APPORTS SESTONIQUES AU NIVEAU DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES DES VASES TERRIGÈNES CÔTIÈRES DE BANYULS-SUR-MER

Francis de BOVÉE et Daniel DELILLE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

MATÉRIEL PARTICULAIRE  
VASE  
BENTHOS

**RÉSUMÉ.** – Une série de six collecteurs, échelonnés de 17 à 31,5 m de profondeur, est placée au-dessus d'un fond de vase (32,5 m). Les récoltes de seston sont réparties pendant 8 périodes au cours d'un cycle annuel. La distribution verticale du matériel particulaire sédimenté présente des variations saisonnières nettes. On observe, près du fond, et quelle que soit la saison, une couche de 2 mètres d'épaisseur, plus riche en particules. La quantité du matériel total récolté est considérable (55/m<sup>2</sup>/j); plus de 95% est inorganique. Le bilan annuel de carbone est de 210 g C/m<sup>2</sup>/an. La production primaire pélagique en compose environ la moitié (120 g C/m<sup>2</sup>/an). 20 à 25% seraient remis en suspension à partir du fond, une quantité équivalente serait due aux apports côtiers. Ces transports latéraux pourraient expliquer la présence dans les collecteurs, d'une faunule atypique de la communauté sous-jacente. Les fortes quantités récupérées laissent penser qu'une partie du matériel récolté ne dépose pas en place.

PARTICULATE MATTER  
MUDS  
BENTHOS

**ABSTRACT.** – Seston traps were set at six different depths from 17 to 31,5 m. They were positioned during 8 periods over an annual cycle. The station is localized on the coastal terrigenous muds of Banyuls-sur-Mer at a depth of 32,5 m. The vertical distribution of particular matter exhibit distinct variations during the annual cycle. We observe all around the year a 2 m thick nepheloid layer. The amount of total catch in high (55 g C/m<sup>2</sup>/j); more than 95% is organic. The annual supply in organic matter is about 210 g C/m<sup>2</sup>/an. At least 50% of the organic carbon would be derived from primary production (120 g C/m<sup>2</sup>/an). 20 to 25% would be suspended bottom materials. The remaining part would be originated from coastal and nearshores zones. These horizontal movements could explain that the fauna caught in the traps is quite different from the bottom community. The high quantities of deposited materials in the traps suggest that a part is not sedimented *in situ* but drifts down on to the continental shelf.

## INTRODUCTION

Une des directions de recherche du groupe benthos du Laboratoire Arago, est l'étude des flux d'énergie au sein des chaînes benthiques. Ce type de travail nécessite de connaître la part des différents contingents du ben-

thos et la quantité d'énergie nécessaire au fonctionnement de l'écosystème. Cette dernière préoccupation s'appuie notamment sur des observations réalisées sur des vases sublittorales. Aux profondeurs prospectées (32,5 m) on pense que la production phototrophe benthique est très réduite (Gerlach, 1978). Le milieu ne présente pas de caractères particuliers d'anoxie et la

production chémotrophe (33 g/m<sup>2</sup>/an) demeure peu élevée (Cahet et Mouneimne, 1976). Il est donc nécessaire d'envisager un apport extérieur. Cet enrichissement peut avoir diverses origines. Il est admis qu'il provient du lessivage terrigène (Ansell, 1974), de la remise en suspension de matériel autochtone (Hartwig, 1976), de la production pélagique primaire ou secondaire (Steele et Baird, 1972; Davies, 1975). Ces diverses sources peuvent se combiner et avoir des importances variables en fonction de la saison et des particularités locales (Hargrave et Taguchi, 1978).

Dans la perspective de nos recherches, il nous a paru indispensable d'essayer de préciser l'origine et l'importance des apports sestoniques au niveau des communautés.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Présentation du milieu

Les vases terrigènes côtières composent, entre 25 et 50 m, la majeure partie des fonds de la baie de Banyuls. La station de référence est située par 32,5 m de profondeur. Elle est intermédiaire entre les stations 19 et 27 (Guille et Soyer, 1968) caractéristiques du faciès à *Scoloplos armiger* pour la macrofaune (Guille, 1970) et de la sous-communauté à *Robertsonia knoxi* pour les Copépodes harpacticoïdes (Soyer, 1970). Les espèces dominantes de la Nématofaune sont *Metacyntholaimus effilatus*, *Sabatieria granulosa*, *S. proabyssalis*, *Dorylaimopsis mediterranea* et *Hypodontolaimus ponticus*.

La granulométrie du sédiment est fine : plus de 70% des particules mesurent moins de 40  $\mu$  (Got *et al.*, 1968). Ces vases seraient un prodelta fossile d'âge Flandrien (Monaco, 1971); elles s'intègrent dans les caractéristiques générales du prisme épicontinental de Méditerranée, décrites par Aloisi *et al.*, 1977.

L'influence générale est celle du courant du Rhône. Les conditions locales sont déterminées par les crues des petits fleuves côtiers dont la charge en particules est alors forte (Gadel, 1974) et par les coups de mer qui remanient les substrats meubles littoraux (Monaco, 1971).

### 2. Échantillonnage

La station se compose d'un mouillage signalé en surface par une bouée et au fond par une balise ultrasonore. Nous y prélevons chaque semaine des carottes destinées pour une part à l'étude des organismes (méiofaune, Bactéries...) et pour une autre part au dosage de la matière organique (Carbone, Azote). La température est mesurée en surface et près du fond.

Les collecteurs sestoniques sont des boîtes cylindriques en matière plastique, à double paroi, dont la

fermeture est assurée par un capuchon à vis. Ils ont une profondeur intérieure de 20 cm et une surface de 70,88 cm<sup>2</sup>. Ces récipients lestés, sont posés ouverts, en plongée, dans des berceaux de part et d'autre d'un câble maintenu tendu par des bouées immergées. Leur fermeture et leur récupération s'effectuent en plongée. La première paire de collecteurs est située à 17 m de la surface, les deux suivantes, espacées de 5 m se trouvent par 22 et 27 m de profondeur. Les trois dernières paires sont séparées de 3 m, 1 m, et 0,5 m, soit à 1 m du sédiment pour les plus profondes. Dans une phase préliminaire de l'expérience nous avons posé une septième série de collecteurs à 50 cm du fond. Malheureusement, ils furent colonisés par des Céphalopodes et sont inexploitable.

L'étude porte sur 235 jours d'un cycle annuel (juillet 1973 - mai 1974) répartis en 8 périodes. Les durées d'immersion sont comprises entre 14 jours (août) et 41 jours (septembre-octobre). Les aléas météorologiques expliquent ces séjours variables car un temps calme et une bonne visibilité sont nécessaires à la mise en place comme à la récupération des récipients.

La récolte du seston à l'aide de collecteurs n'est pas sans présenter des réserves d'ordre méthodologique (Kirchner, 1975). Leur forme est extrêmement variée (Johnson et Brinkhurst, 1971) depuis de simples cylindres analogues aux nôtres (Hartwig, 1976) jusqu'à des modèles dérivants sophistiqués (Staresinic *et al.*, 1977). Davies (1979), dans une étude comparative de différents types de pièges à seston, a mis en évidence que le modèle adopté est de ceux dont les résultats sont les plus fiables.

Certains chercheurs utilisent des fixateurs pour empêcher la croissance des organismes dans les collecteurs. Ce peut être du chloroforme (Hendikson, 1975; Smetacek *et al.*, 1976), du chlorure de Mercure (Hartwig, 1976), du formol (Knauer *et coll.*, 1979; Johnson et Brinkhurst, 1971). Ces derniers auteurs estiment éviter ainsi une perte d'énergie journalière de 5%.

Nous n'avons employé aucun agent inhibiteur. Les quantités de matériel organique récupérées sont vraisemblablement entachées d'une erreur, impossible à mesurer. Il est certain qu'une partie de la matière organique contenue dans les récipients est dégradée par les Bactéries et la faune colonisatrice. Mais, pendant le même temps une autre fraction est régénérée par production phototrophe ou chémotrophe. De plus, une croissance des microorganismes à partir du carbone dissout est toujours possible.

### 3. Traitement du matériel

Dès le retour au laboratoire, le matériel est conditionné en vue de sa conservation. Un des éléments de chaque paire de collecteurs est destiné aux observations biologiques et macroscopiques, l'autre aux mesures des paramètres physiochimiques.

**Matériel biologique :** le contenu des collecteurs est filtré sur un tamis de 40 $\mu$  de vide de maille et fixé au formol neutralisé à 4%.

**Mesures physicochimiques :** le contenu des collecteurs est versé dans un bécher puis placé dans une étuve à 60° jusqu'à complète dessiccation. Il est alors pesé et réparti selon les besoins des différentes analyses.

**Granulométrie :** nous séparons et pesons deux fractions selon que leur taille est inférieure ou supérieure à 40 $\mu$ .

**Carbone organique :** les teneurs sont obtenues après

décarbonatation à chaud (ébullition douce) par de l'acide orthophosphorique 1N dans une nacelle en aluminium (Cauwet, 1975). Le matériel carboné restant est transformé en CO<sub>2</sub> selon la technologie Leco puis dosé, après purification, par conductibilité thermique.

**Azote organique :** les teneurs sont obtenues par différence entre l'azote total « Kjeldall » et l'azote minéral. Le distillateur est un Buchi 230 qui permet de minéraliser l'azote et de l'entraîner à la vapeur dans un seul et même récipient. Le distillat est titré en retour par de la soude N/100 (Delille, 1977).

TABLEAU I

Variations annuelles du matériel récolté à 6 niveaux d'immersion (17 à 31, 5 m). Poids (g/m<sup>2</sup>/J) du matériel total, du C organique, de l'N organique. Rapport C/N, teneurs en C et N.

Annual variations of sedimented material at six different depths (17 to 31, 5 m). Weight (g/m<sup>2</sup>/J) of total catch, C and N. C/N ratio and C and N contents.

Date	17	22	27	30	31	31,5	17	22	27	30	31	31,5	17	22	27	30	31	31,5
Prof.	Matériel total (g/m <sup>2</sup> /j)						Carbone organique (gC/m <sup>2</sup> /j)						Azote organique (gN/m <sup>2</sup> /j)					
07/01 → 04/02	24,4	25,7	27,8	32,3	57,8	62,4	1,02	0,68	0,55	0,42	0,69	0,77	0,22	0,14	0,12	0,07	0,12	0,13
12/02 → 11/03	32,2	39,8	44,9	64,2	77,2	82,5	0,60	0,75	0,69	0,85	1,00	0,99	0,12	0,14	0,13	0,13	0,21	0,16
19/03 → 23/04	11,0	30,6	51,1	71,3	74,8	61,8	0,42	0,59	0,88	0,96	1,05	0,36	0,09	0,11	0,16	0,14	0,20	0,07
26/04 → 22/05	14,8	21,4	26,8	28,8	30,9	10,4	0,32	0,34	0,36	0,42	0,42	0,09	0,07	0,06	0,07	0,06	0,05	0,01
08/07 → 09/08	7,5	7,5	16,9	13,0	22,6	39,2	0,07	0,05	0,17	0,14	0,19	0,39	0,02	0,01	0,03	0,02	0,03	0,05
13/08 → 27/08	1,7	11,6	11,2	12,1	23,8	39,9	0,02	0,12	0,13	0,12	0,24	0,35	0,01	0,02	0,02	0,02	0,04	0,06
30/08 → 10/10	14,0	15,9	20,2	24,0	33,0	56,1	0,14	0,10	0,21	0,27	0,28	0,54	0,03	0,02	0,04	0,04	0,05	0,08
15/11 → 18/12	50,7	63,9	78,7	73,9	114,7	72,2	0,58	0,59	0,83	0,72	1,10	0,64	0,11	0,11	0,13	0,09	0,14	0,10
$\bar{m}$	20,4	27,8	36,4	41,8	56,3	54,6	0,40	0,40	0,50	0,51	0,64	0,52	0,08	0,08	0,09	0,08	0,11	0,08
	C/N						Carbone organique (%)						Azote organique (‰)					
07/01 → 04/02	4,76	4,73	4,65	6,18	5,89	5,80	4,19	2,64	1,99	1,31	1,19	1,23	8,83	5,59	4,28	2,12	2,02	2,12
12/02 → 11/03	5,20	5,40	5,26	6,29	4,87	6,25	1,87	1,89	1,53	1,32	1,30	1,20	3,59	3,50	2,91	2,10	2,67	1,92
19/03 → 23/04	4,79	4,70	5,57	6,78	5,34	5,46	3,80	1,75	1,72	1,35	1,41	0,59	7,94	3,72	3,09	1,99	2,64	1,08
26/04 → 22/05	4,81	5,75	5,56	7,42	6,47	6,17	2,16	1,61	1,35	1,47	1,08	0,87	4,49	2,80	2,43	1,98	1,67	1,41
08/07 → 09/08	4,71	5,75	6,45	6,00	6,06	7,63	0,98	0,61	0,98	1,07	0,86	1,00	2,08	1,06	1,52	1,80	1,42	1,31
13/08 → 27/08	5,64	6,90	6,88	6,64	6,31	6,34	1,33	1,05	1,19	1,01	0,99	0,90	2,36	1,52	1,73	1,52	1,57	1,42
30/08 → 10/10	5,54	4,85	5,22	6,07	5,68	6,64	0,97	0,66	1,05	1,11	0,84	0,97	1,75	1,36	2,01	1,83	1,48	1,46
15/11 → 18/12	5,21	5,51	6,44	7,64	7,62	6,67	1,14	0,92	1,05	0,97	0,96	0,88	2,19	1,67	1,63	1,27	1,26	1,32
$\bar{m}$	4,96	5,23	5,55	6,69	6,00	6,32	1,97	1,45	1,36	1,21	1,14	0,96	3,97	2,77	2,45	1,81	1,90	1,52

RÉSULTATS

1. Matière totale (Tabl. I, Fig. 1A)

Le matériel récupéré est formé, pour sa plus grande partie, de débris de film qui agglutinent du matériel floculé non identifié. La matière inorganique avec plus de 95% est largement prépondérante. Plus de 75% de ces dépôts ont une granulométrie inférieure à 40 $\mu$ . Ce pourcentage est homogène quel que soit l'horizon et varie peu ou pas selon la saison. La fraction minérale (supérieure à 40 $\mu$ ) est composée de lamelles micacées, de quartz fin, de calcite et d'oxydes en grains plus grossiers. On trouve aussi de nombreux spicules, de fines coquilles de Lamellibranches et peu de débris plus grossiers.

Les morceaux de macrophytes sont toujours de petite taille. Nous n'observons que très rarement des diato-

mées. Ce point pourrait s'expliquer par la petite taille des espèces phytoplanctoniques de Banyuls (Jacques, 1970) dont la frustule se dissoudrait rapidement. Le matériel contient aussi des structures de taille variée assimilables à des pelotes fécales, vraisemblablement de Copépodes.

Avec le matériel sédimenté nous récupérons une faune, essentiellement composée de Nématodes et de Copépodes Harpacticoïdes, parfois abondante mais jamais très diverse. Au plan quantitatif, la méiofaune est bien représentée dans les deux séries les plus profondes; son importance décroît fortement dans les niveaux les plus hauts.

Pour les Copépodes les espèces recueillies sont connues comme susceptibles d'effectuer des migrations verticales parfois importantes mais sont peu caractéristiques de la communauté sous-jacente (Soyer, comm. pers.).

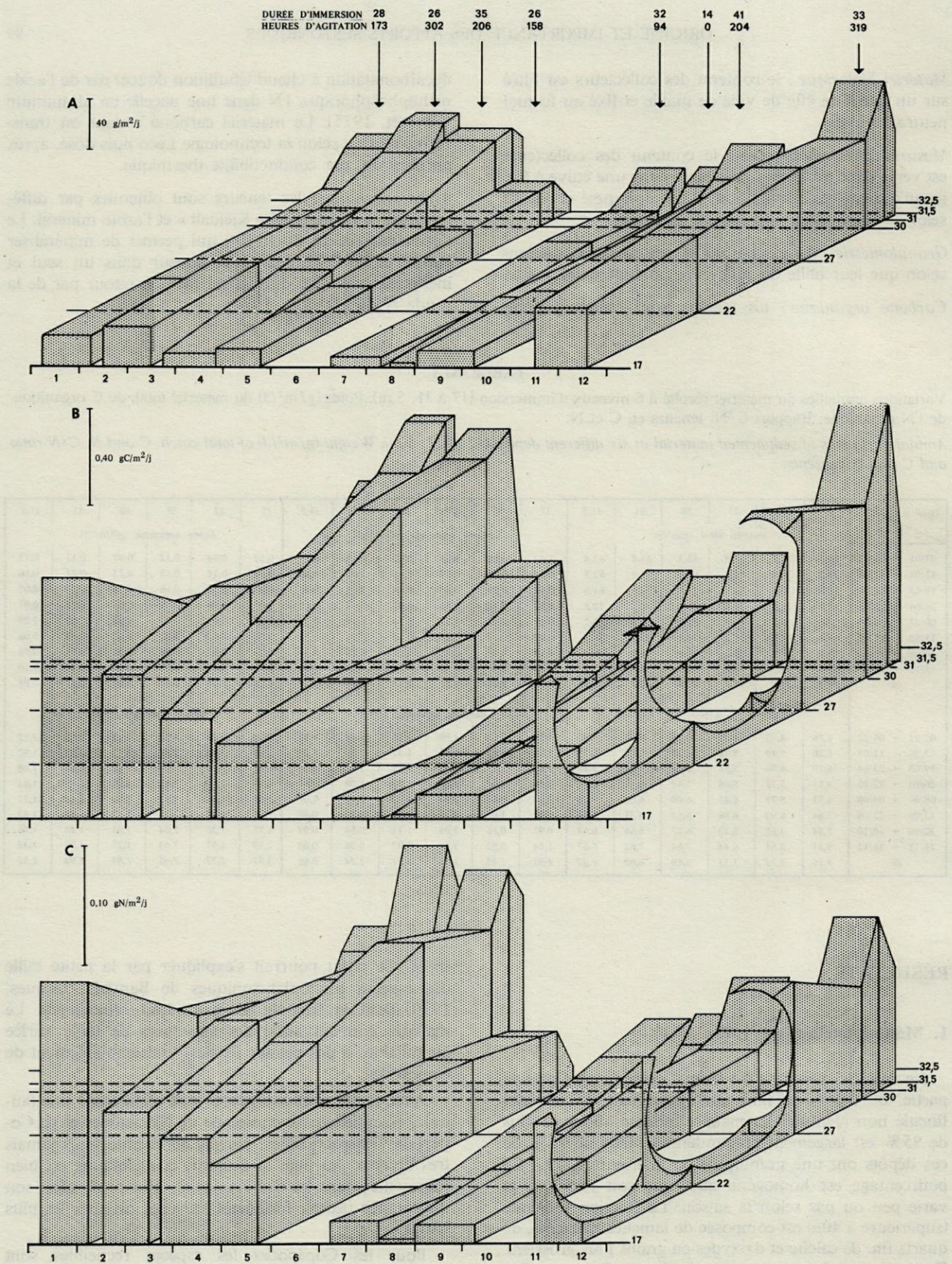


Fig. 1. - Variations annuelles du matériel récolté (g/m<sup>2</sup>/J) à 6 niveaux d'immersion (17 à 31,5 m). 1A : Matériel total, 1B : C organique, 1C : N organique. En regard de chaque bloc diagramme figure la durée d'immersion (jours) et le nombre d'heures d'agitations pendant la période correspondante.

Annual variations of sedimented material Variation (g/m<sup>2</sup>/J) at six different depths (17 to 31,5 m). 1A : total catch, 1B : C, 1C : N, with the number of days of experimentation and the number of hours of heavy sea.

Pour les Nématodes, les mieux représentés sur toute la colonne sont des petits Chromadoridae des genres *Spilophorella* et *Prochromadorella* et une petite espèce de *Theristus*. Ces espèces ne se rencontrent pas, ou très exceptionnellement, au sein de la Nématofaune des Vases Terrigènes. Des taxons plus caractéristiques de la communauté, nous distinguons dans les collecteurs situés au plus près du fond, quelques spécimens d'*Axonolaimus arcuatus*, d'*Hypodontolaimus ponticus* et de *Desmodora pontica*. Nous n'avons jamais déterminé de Comésomatidae pourtant dominants au sein du peuplement.

L'examen de la figure 1 montre une bonne indépendance entre la durée de récolte et le taux journalier de dépôt.

L'abondance du matériel (Fig. 2) croît régulièrement du niveau le plus superficiel, situé à 17 m de la surface (20,4 g/m<sup>2</sup>/j) jusqu'à 30 m de profondeur (41,8 g/m<sup>2</sup>/j) soit une différence de concentration de 1,65 mg/l entre ces deux niveaux. A 1,5 m du fond on observe une brusque augmentation des dépôts (56 g/m<sup>2</sup>/j) soit une différence de charge de 14,5 mg/l entre ces deux zones. Les collecteurs situés au plus près du fond ne montrent que peu de différence avec ceux immédiatement supérieurs (54,6 g/m<sup>2</sup>/j). En trois occasions, ils ont récupéré une quantité moindre.

Les dépôts se font selon un cycle annuel très marqué qui affecte tous les niveaux. Les plus faibles ont lieu en juillet et en août avec à -17 m un taux de 7,5 à 1,7 g/m<sup>2</sup>/j et de 13 à 12,1 g/m<sup>2</sup>/j à 30 m de profondeur. Pendant l'hiver ces quantités sont beaucoup plus importantes; elles dépassent le plus souvent 30 g/m<sup>2</sup>/j à 2,5 m au-dessus du fond.

2. Carbone organique (Tabl. I, Fig. 1B)

La quantité de carbone récupéré dans les collecteurs suit fidèlement l'évolution verticale et saisonnière de l'ensemble du matériel (r=0,82). Nous constatons (Fig. 2) un accroissement régulier depuis les niveaux superficiels (0,4 g C/m<sup>2</sup>/j) jusqu'à 30 m de fond (0,51 g C/m<sup>2</sup>/j) soit un gain de 8,5 mg de carbone par mètre d'enfoncement. Le niveau situé à 31 m est le plus riche (0,64 g C/m<sup>2</sup>/j) soit une augmentation entre ces deux zones de 130 mg/m. Les collecteurs localisés au plus près du sédiment montrent une légère perte en carbone (0,52 g C/m<sup>2</sup>/j).

Les valeurs les plus faibles sont obtenues pendant les mois d'été tant en surface (0,07 à 0,02 g C/m<sup>2</sup>/j) que près du fond. Les quantités les plus importantes (le plus souvent supérieures à 0,5 g C/m<sup>2</sup>/j) sont récupérées de novembre à mars.

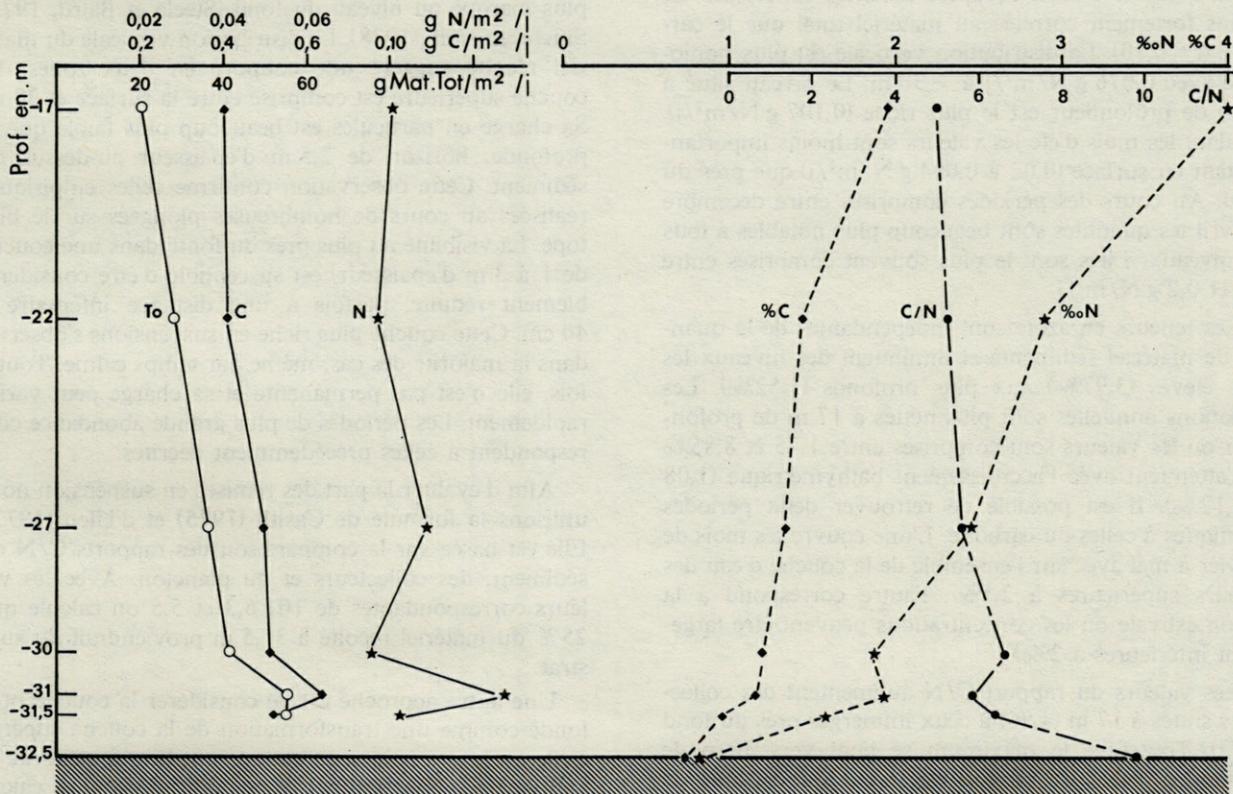


Fig. 2. - Evolution bathymétrique des quantités moyennes récupérées : Matière totale (To), Carbone organique (C), Azote Organique (N); des teneurs en Carbone organique (%C), en Azote Organique (%oN) et du rapport C/N.

Vertical distribution of average quantities of particulate matter : total catch (To), organic Carbon (C), organic Nitrogen (N); contents of organic Carbon (%C), organic Nitrogen (%oN) and C/N ratio.

Les pourcentages en carbone organique sont indépendants de la quantité de matériel sédimenté. Les teneurs diminuent des niveaux les plus élevés (1,97%) aux plus profonds (0,96%). Les variations annuelles sont plus nettes près de la surface, où les valeurs sont comprises entre 0,97 et 4,2% et tendent à s'estomper avec la profondeur (0,59 à 1,23%). On distingue 2 périodes : l'une pendant les mois de janvier à mai où sur l'ensemble de la couche d'eau les teneurs dépassent 1,3%. L'autre de juillet à décembre où elles sont voisines ou inférieures à 1%.

Le bilan annuel de carbone est, entre 30 et 31,5 m, proche de 210 g C/m<sup>2</sup>/an.

La production primaire est, en moyenne, de 120 g C/m<sup>2</sup>/an (Jacques, 1970) soit inférieure aux quantités déposées. Les valeurs les plus proches sont pendant la période estivale (de 0,26 à 0,29 g C/m<sup>2</sup>/j pour la production primaire et de 0,19 à 0,39 g C/m<sup>2</sup> dans les collecteurs). Durant l'hiver est le plus souvent déséquilibré (de 0,15 à 0,37 g C/m<sup>2</sup> produit pour 0,68 à 1,10 g C/m<sup>2</sup> déposé) sauf lors de pics de production très marqués (0,80 g C/m<sup>2</sup>/j élaboré pour 1,06 g C/m<sup>2</sup>/j récolté).

### 3. Azote organique et rapport C/N (Tabl. 1, Fig. 1C)

La quantité d'azote récupéré dans les collecteurs est moins fortement corrélée au matériel total que le carbone ( $r = 0,70$ ). La distribution verticale est plus homogène avec 0,076 g N/m<sup>2</sup>/j à -30 m. Le niveau situé à 31 m de profondeur est le plus riche (0,107 g N/m<sup>2</sup>/j). Pendant les mois d'été les valeurs sont moins importantes tant en surface (0,02 à 0,004 g N/m<sup>2</sup>/j) que près du fond. Au cours des périodes comprises entre décembre et avril les quantités sont beaucoup plus notables à tous les niveaux. Elles sont le plus souvent comprises entre 0,1 et 0,2 g N/m<sup>2</sup>/j.

Les teneurs en azote sont indépendantes de la quantité de matériel sédimenté et diminuent des niveaux les plus élevés (3,97‰) aux plus profonds (1,52‰). Les variations annuelles sont plus nettes à 17 m de profondeur où les valeurs sont comprises entre 1,75 et 8,85‰ et s'atténuent avec l'accroissement bathymétrique (1,08 à 2,12‰). Il est possible de retrouver deux périodes identiques à celles du carbone. L'une couvre les mois de janvier à mai avec sur l'ensemble de la couche d'eau des teneurs supérieures à 2,5‰; l'autre correspond à la saison estivale où les concentrations peuvent être largement inférieures à 2‰.

Les valeurs du rapport C/N augmentent des collecteurs situés à 17 m (4,96) à ceux immergés près du fond (6,32). Toutefois, le maximum se tient vers 30 m de profondeur (6,7). Ce rapport est stable tout au long de l'année et il ne se dégage pas de variations importantes.

Comparées aux données d'autres chercheurs les quantités de matériel piégées sont fortes. Elles sont le plus souvent voisines de 1,5 à 10 g/m<sup>2</sup>/j dans la zone littorale et sublittorale (Webster et coll., 1975; Davies,

1975) mais peuvent dépasser dans des biotopes fortement remaniés 200 g/m<sup>2</sup>/j (Young, 1971). Plus profondément le matériel sédimenté représente environ le dixième des zones côtières (Rowe et coll., 1979; Hinga et coll., 1979).

Les apports en carbone (210 g C/m<sup>2</sup>/an près du fond) sont proches ou supérieurs à ceux observés en mer ouverte : 40 g C/m<sup>2</sup>/an en Baltique (Zeitschell, 1965); 75,7 g C/m<sup>2</sup>/an à St. Margarer Bay (Hargrave, 1978); 225 g C/m<sup>2</sup>/an à Vancouver (Stephens et coll., 1967)... Ils avoisinent ou sont inférieurs à ceux mesurés dans les lochs : 82,4 à 247,2 g C/m<sup>2</sup>/an (Ansell, 1974) ou sur des fonds remaniés : 1 200 g C/m<sup>2</sup>/an à La Jolla (Hartwig, 1976).

Un des traits fondamentaux est la similitude, tout au long de l'année, des profils verticaux. Les variations quantitatives sont certes importantes mais, comme nous l'avons souligné, affectent l'ensemble de la colonne. Cette observation de périodicité ne paraît pas être un fait général. Ainsi, par exemple, Steele et Baird (1972) ne mettent pas en évidence de cycle net dans des lochs écossais tandis que Hargrave et Taguchi (1978) dans la baie de Bedford ou Hartwig (1976) à La Jolla montrent des évolutions bien marquées.

Les auteurs s'accordent à reconnaître une augmentation régulière du matériel collecté depuis la surface vers les niveaux les plus profonds avec un accroissement plus marqué au niveau du fond (Steele et Baird, 1972; Smetacek *et al.*, 1978). La distribution verticale du matériel récolté suggère une coupure en deux zones. La couche supérieure est comprise entre la surface et 30 m. Sa charge en particules est beaucoup plus faible que la profonde, horizon de 2,5 m d'épaisseur au-dessus du sédiment. Cette observation confirme celles empiriques réalisées au cours de nombreuses plongées sur le biotope. La visibilité au plus près du fond (dans une couche de 1 à 3 m d'épaisseur) est susceptible d'être considérablement réduite, parfois à une distance inférieure à 40 cm. Cette couche plus riche en suspensions s'observe, dans la majorité des cas, même par temps calme. Toutefois, elle n'est pas permanente et sa charge peut varier rapidement. Les périodes de plus grande abondance correspondent à celles précédemment décrites.

Afin d'évaluer la part des remises en suspension nous utilisons la formule de Casith (1975) et d'Ulen (1977). Elle est basée sur la comparaison des rapports C/N du sédiment, des collecteurs et du plancton. Avec les valeurs correspondantes de 10; 6,3 et 5,5 on calcule que 25% du matériel récolté à 31,5 m proviendrait du substrat.

Une autre approche est de considérer la couche profonde comme une transformation de la couche superficielle où les variations en seston sont liées à celles de la bathymétrie. Pour estimer ces modifications nous calculons, pour l'horizon supérieur, l'équation de régression entre la matière totale et la bathymétrie ( $r = 0,99$ ). Ensuite, nous comparons les valeurs observées dans les collecteurs, à 31 et 31,5 m, à celles estimées à partir de l'équation pour ces mêmes immersions. Les données de

la zone profonde montrent un enrichissement en matériel total de 24 et 20%. Les deux méthodes, appliquées sur des fractions différentes, nous fournissent des résultats convergents. Il est donc légitime d'admettre que le recyclage *in situ* doit représenter de 20 à 25% du matériel récolté près du fond.

Nous avons porté sur la figure 1, en regard des taux de sédimentation journaliers, le nombre d'heures où la mer est agitée ou forte pendant la période d'échantillonnage. On constate que c'est après de longues périodes de fort hydrodynamisme que l'on récolte le plus de suspensions. Toutefois des quantités différentes de seston sont récupérées pour des agitations similaires. Pendant les périodes C et G, où il y a eu respectivement 206 et 204 heures de forte houle, les taux de sédimentation sont très convergents. Si l'on emploie l'immersion 30 m comme niveau de référence il est de 71,3 g/m<sup>2</sup>/j pendant C soit 3 fois celui de G (24 g/m<sup>2</sup>/j). Les courants sur ces fonds sont très variables tant en direction qu'en force : de 3,5 à 27,4 cm/s (Saint-Guily, comm. pers.). Il est donc possible que des conditions rhéologiques différentes expliquent ces anomalies.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Sur les fonds de vase de Banyuls-sur-Mer (32,5 m) la distribution verticale du seston suit un cycle annuel marqué. On observe près du fond et quelle que soit la saison une couche plus dense en particules de 2 mètres d'épaisseur.

La quantité du matériel récolté est considérable (55 g/m<sup>2</sup>/j). La fraction minérale en compose plus de 95%.

La production pélagique, 120 g C/m<sup>2</sup>/an, explique environ la moitié du bilan annuel du carbone sédimenté (210 g C/m<sup>2</sup>/an). Un apport complémentaire est donc nécessaire pour combler la différence.

Les deux hypothèses les plus évidentes sont d'envisager un recyclage des sédiments locaux et un enrichissement provenant des remaniements littoraux.

A partir de deux méthodes différentes nous avons pu estimer de 20 à 25% la part du fond sur la constitution de la couche profonde. Ce phénomène a sans doute plusieurs origines dont l'importance exacte est difficile à cerner. En raison de la profondeur (32,5 m) il est vraisemblable que la houle seule a une part réduite. Mais, sa combinaison avec des courants parfois forts (27,4 cm/s) peut faciliter la remise en suspension des particules. Les organismes fousseurs de la macrofaune ne sauraient avoir le rôle décrit dans d'autres régions (Rhoads, 1963; Risk et Moffat, 1977) car les densités observées 626 ind./m<sup>2</sup> sont faibles (Guille et Soyer, 1974). Mais, leur action conjointe à celle de la turbulence n'est vraisemblablement pas à négliger.

Les périodes à hydrodynamisme fort intéressent particulièrement la zone littorale. Dans nos échantillons la

fraction inorganique est prépondérante (plus de 95%). Les rapports C/N, compris entre 4,7 et 7,6 sont toujours bas et ne permettent jamais de mettre en évidence une influence continentale nette. Toutefois, on sait que la transformation de la matière organique est rapide de la côte vers le large; il est possible qu'elle masque donc les apports terrigènes. De plus, le matériel évolue au sein du sédiment et il faut envisager qu'une fraction de matière organique déjà remaniée est remise en suspension. Sa distribution serait soumise à une rhéologie variable tant en force qu'en direction. Prouse et Hargrave (1977) ont émis une hypothèse similaire et montrent, qu'avant de sédimenter, le matériel particulaire produit près de la surface et dans la zone littorale, effectue des déplacements horizontaux considérables.

Ce transfert latéral pourrait expliquer la présence dans les collecteurs d'une faune différente de celles des communautés sous-jacentes.

Si nous combinons les diverses observations on peut admettre que ces apports constituent au minimum 20 à 25% du carbone recueilli. Ce pourcentage, comme Webster et coll. (1975) le suggèrent, doit être nettement supérieur si l'on considère la seule fraction minérale.

Il est clair que ces importances respectives représentent une somme et sont, dans le détail, susceptibles de varier en fonction des conditions saisonnières.

Il faut envisager que, déduction faite du recyclage local, la totalité du matériel récolté dans la couche profonde ne séjourne pas *in situ*. Les taux de sédimentation observés correspondraient à un dépôt proche de 1,5 cm/an. Or, les divers supports immergés sur ces fonds ne montrent pas un tel envasement et des valeurs aussi fortes ne se rencontrent que devant le débouché de fleuves (Got et Pauc, 1970). Il est vraisemblable que les courants opèrent la répartition du matériel en suspension, peut-être en relation avec le phénomène général de la formation de la couche néphéloïde tel qu'il est décrit par Aloisi et coll. (1979).

Les besoins carbonés des peuplements, estimés à partir de leur métabolisme respiratoire, sont proches de 100 g C/m<sup>2</sup>/an soit environ la moitié des apports. On peut penser que la majeure partie de la différence est en transit au-dessus des fonds étudiés et servirait à alimenter les parties plus profondes du plateau continental.

Cette couche aurait donc un rôle de distributeur d'énergie. Les quantités élevées de matière organique pourraient être une des causes de l'abondance de la méiofaune au sein des vases terrigènes côtières : 4950 ind. : 10 m<sup>2</sup> (de Bovée et Soyer, 1974).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALOISI, J.C., G.A. AUFFRET, J.P. AUFFRET, J.P. BARUSSEAU, P. LARSONNEUR et A. MONACO, 1977. Essais de modélisation de la sédimentation actuelle sur les plateaux continentaux français. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **19** (2) : 183-195.

- ALOISI, J.C., C. MILLOT, A. MONACO et H. PAUC, 1979. Géologie marine. Dynamique des suspensions et mécanismes sédimentologiques sur le Plateau continental du Golfe du Lion. (Sous presse).
- ANSELL, A.D., 1974. Sedimentation of organic detritus in lochs Etive and Greran, Argyll, Scotland. *Mar. Biol. N.Y.*, **27** : 263-273.
- DE BOVÉE, F. et J. SOYER, 1974. Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale. *Vie Milieu*, **24** (1B) : 141-157.
- CAHET, G. et N. MOUNEIMNE, 1976. Production carbonée microbenthique en sédiments margino-littoraux (Golfe du Lion). *Ann. Inst. océanogr., Paris*, **52** (2) : 189-203.
- CAUWET, G., 1975. Optimisation d'une technique de dosage organique des sédiments. *Chem. Geol.*, **16** : 50-63.
- DAVIES, J.M., 1975. Energy flow through the benthos in a Scottish Sea loch. *Mar. Biol. N.Y.*, **31** : 353-362.
- DAVIES, J.M., 1979. Influence of sedimentation processes in biodegradation on the sea floor. Colloque International C.N.R.S., Biogéochimie de la matière organique à l'interface eau-sédiment. Marseille, 25-27 avril 1979.
- DELILLE, D., 1977. Contribution à l'étude du rôle des populations bactériennes dans les principaux cycles biologiques (C.N.S.P.) établis en milieu sédimentaire subantarctique. *Thèse doct. Sci. Nat., Université Claude Bernard, Lyon*, pp. 286.
- GADEL, F., 1974. La matière organique et la sédimentation récente dans le Golfe du Lion : distribution, nature, évolution. *Thèse Sci. nat. Fac. Sci., Paris*, p. 263.
- GASITH, A., 1975. Tripton sedimentation in eutrophic lakes. Simple correction for the resuspended matter. *Verein. theor. angew. Limnol.*, **19** : 116-122.
- GERLACH, S.A., 1978. Food chains Relationships in subtidal silty Sand Marine Sediments and the role of Meiofauna in Stimulating bacterial Productivity. *Oecologia (Berl.)*, **33** : 55-69.
- GOT, H. A. MONACO et J. SOYER, 1968. Carte sédimentologique du plateau continental au large de la côte catalane française. *Vie Milieu*, **19** (2B) : 273-290.
- GOT, H. et H. PAUC, 1970. Etude de l'évolution récente de l'embouchure du Grand Rhône pour l'utilisation des rejets du Centre Nucléaire de Marcoule. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **271** : 1956-1959.
- GUILLE, A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1 B) : 149-280.
- GUILLE, A. et J. SOYER, 1968. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie Milieu*, **19** (2 B) : 323-359.
- GUILLE, A. et J. SOYER, 1974. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. 8. Macrofaune et méiofaune, rapports quantitatifs et biocénotiques. *Vie Milieu*, **24** (2 B) : 301-320.
- HARGRAVE, B.T., 1978. Seasonal changes in Oxygen uptake by settled Particulate Matter and Sediments in a Marine Bay. *J. Fish. Res. Board Can.*, **35** (12) : 1621-1628.
- HARGRAVE, B.T. et S. TAGUCHI, 1978. Origin of deposited material sedimented in a Marine Bay. *J. Fish. Res. Board Can.*, **35** (12) : 1604-1613.
- HARTWIG, E.O., 1976. Nutrient cycling between the water column and a marine sediment. I. Organic carbon. *Mar. Biol.*, **34** : 285-295.
- HENDRIKSON, P., 1975. Auf und Abbauprozene Partikularer organischer Substanz Anhand von Seston und Sinkstossanalysen. *Dissert. Univ. Kiel*, p. 160.
- HINGA, K.R., J.Mc N. SIEBURTH et G.R. HEATH, 1979. The supply and use organic material at the deep sea floor. *J. Mar. Res.*, **37** (3) : 557-579.
- JACQUES, G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). IV. Biomasse et Production, 1965-1969. *Vie Milieu*, **21** (1 B) : 37-102.
- JOHNSON, M.G. et R.O. BRINKHURST, 1971. Benthic Community Metabolism in Bay of Quito and Lake Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.*, **28** (11) : 1719-1725.
- KIRCHNER, W.B., 1975. An evaluation of sedimentation trap methodology. *Limnol. Oceanogr.*, **20** : 657-660.
- KNAUER, G.A., J.H. MARTIN et K.W. BROLAND, 1979. Fluxes of particulate carbon, nitrogen and phosphorus, in the upper water column of the Northeast Pacific. *Deep Sea Res.*, **26** (1 A) : 97-108.
- MONACO, A., 1971. Contribution à l'étude géologique et sédimentologique du plateau continental du Roussillon (Golfe du Lion). *Thèse Sci. nat. Université Montpellier*, p. 295.
- PROUSE, N.J. et B.T. HARGRAVE, 1977. Chlorophylle, Carbon and Nitrogen in Suspended Matter and Sedimented Particulate Matter in St. Georges Bay, Nova Scotia. *Fish. Mar. Serv. Techn. rep.*, **721** : 1-75.
- RHOADS, D.C., 1963. Rates of sediment reworking by *Yoldia limulata* in Buzzards Bay, Massachusetts, and Long Island Sound. *J. Sedim. Petrol.*, **33** : 723-727.
- RISK, M.J. et J.S. MOFFAT, 1977. Sedimentological significance of fecal pellets of *Macoma baltica* in the Minas Basin, Bay of Fundy. *J. Sediment Petrol.*, **47** (4) : 1425-1436.
- ROWE, G.T. et W.D. GARDNER, 1979. Sedimentological rates in the slope water of the northwest Atlantic Ocean measured directly with sediment traps. *J. Mars. Res.*, **37** (3) : 581-600.
- SMETACEK, V., K. von BROCKEL, B. ZENTSCHER et W. ZENK, 1978. Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to hydrographical regime. *Mar. Biol. N.Y.*, **47** (3) : 211-226.
- SOYER, J., 1970. Biomasse benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements des Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie Milieu*, **21** (3 B) : 337-511.
- STARESINIC, N., G.T. ROWE, D. SHAUGHNESSEY et A.J. WILLIAMS, 1977. Measurement of the vertical flux of particulate matter with a free drifting sediment trap. *Limnol. Oceanogr.*, **23** : 559-563.
- STEELE, J.H. et J.E. BAIRD, 1972. Sedimentological of organic Matter in a Scottish sea loch. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **29** suppl. : 73-88.
- STEPHENS, K., R.W. SHELDON et T.R. PARSONS, 1967. Seasonal variations in the availability of food for Benthos in a coastal environment. *Ecology*, **48** : 852-855.
- ULEN, B., 1977. Seston and sediment in Lake Norrviken. I. Seston composition and sedimentation. *Scripta Limnologica Upsaliensia*, **446** : 1-21.
- WEBSTER, T.S., M.A. PARANJAPPE et K.M. MANN, 1975. Sedimentation of organic matter in St. Margaret's Bay, Nova Scotia. *J. Fish. Res. Board Can.*, **32** (8) : 1399-1407.
- YOUNG, D.K., 1971. Eggcasts of infauna on the sediment and seston of a subtidal environment. *Vie Milieu*, suppl. **22** : 557-571.
- ZEITSCHHELL, B., 1965. Zur Sedimentation von Seston, eine Produktions biologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimenten der Westlichen und mittleren Ostsee. *Kieler Meeresforsch.*, **21** : 55-80.

tableau de 43 lignes (stations) et de 12 colonnes (moyennes mensuelles). Ce tableau est difficile à analyser en raison de sa taille, et des relations qui existent entre les différentes variables (Tabl. II).

D'autre part, on peut penser que le phénomène « précipitation » par son étalement dans le temps (à travers les 12 mois de l'année) et dans l'espace (à travers les 43 stations étudiées) présente des caractéristiques plus simples que ne le laisse supposer l'ensemble des données. Enfin, on souhaiterait représenter d'une façon simple, la proximité entre les différentes stations, soit sur un système de coordonnées dans un espace à deux dimensions, soit sur une carte géographique.

Ce sont ces caractéristiques que l'on tentera de dégager à l'aide de l'Analyse en Composantes Principales. Nous n'aborderons pas ici les problèmes théoriques liés à cette méthode, renvoyant pour cela à des auteurs tels Cooley et Lohnes (1971), Torrens-Ibern (1972) ou Lebart *et al.* (1977); nous nous contenterons d'un exposé simple et essentiellement pratique.

Partant d'un ensemble de variables (moyennes des précipitations) nous voulons rechercher de nouvelles variables ou « facteurs », qui résument les données initiales et qui mettent en évidence une structure plus simple de celles-ci. La première étape consiste à calculer la matrice des corrélations entre les différentes variables initiales. On recherche ensuite les valeurs propres de cette matrice et les vecteurs propres qui leur sont associés. Ces vecteurs propres définissent les directions spatiales selon lesquelles les variances des nouvelles variables sont maximales.

Dans la procédure de calcul, apparaissent un certain nombre de résultats que nous commenterons.

## RÉSULTATS

### 1. Matrice des corrélations des variables (Tabl. II)

A partir des données initiales, on calcule soit la matrice des variances, soit la matrice des corrélations (matrice des variances des données standardisées). Ce deuxième mode opératoire qui a été retenu ici, présente l'avantage de donner à chacune des variables un rôle identique indépendamment de leurs variances initiales : nous évitons ainsi que des variables à variance élevée ne perturbent l'analyse : c'est le cas des précipitations d'octobre qui ont une variance de 1972.9, opposées aux précipitations de janvier dont la variance est de 93.6. L'utilisation des données standardisées donne une variance égale à l'unité.

Nous ne chercherons pas à donner une quelconque signification statistique (pour  $p < 0.05$ ,  $r = 0.304$ ), le but que nous poursuivons ici étant essentiellement descriptif et non inférentiel. Remarquons toutefois la place particulière du mois de janvier non corrélé avec les autres mois de l'année.

TABLEAU II

Matrice des corrélations des différentes variables (moyennes mensuelles pluviométriques).

*Matrix of intercorrelations of the different variates (average monthly rainfall).*

Janv.	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
1	-0.09	-0.01	0.23	0.02	0.14	0.12	0.08	-0.19	-0.22	-0.08	0.22
	1	0.68	0.07	0.13	-0.08	-0.10	0.06	0.60	0.72	0.65	0.59
		1	0.58	0.64	0.47	0.44	0.56	0.80	0.51	0.77	0.48
			1	0.91	0.90	0.88	0.85	0.67	-0.13	0.46	0.27
				1	0.94	0.92	0.93	0.72	-0.10	0.54	0.14
					1	0.97	0.95	0.53	-0.32	0.35	-0.01
						1	0.91	0.53	-0.34	0.34	-0.01
							1	0.61	-0.16	0.40	-0.01
								1	0.49	0.75	0.41
									1	0.46	0.43
										1	0.68
											1

### 2. Valeurs propres

On peut évidemment extraire autant de valeurs propres que de variables initiales, mais cette façon de procéder est évidemment dépourvue d'intérêt pratique, car elle ne conduirait pas à une simplification du phénomène étudié, ce qui est un de nos principaux buts.

Le tableau III donne les quatre premières valeurs propres; seules les valeurs supérieures à l'unité seront retenues pour caractériser le problème, car ce sont en général les seules significatives (Tomassonne, 1967; Torrens Ibern, 1972).

TABLEAU III

Valeurs propres de la matrice de corrélation des variables initiales.

*Eigenvalues of the matrix of intercorrelations.*

Valeurs propres	VAL 1	VAL 2	VAL 3	VAL 4
	6.124	3.311	1.125	0.509

Le pourcentage de variance expliqué par chacune de ces valeurs propres, de même que le pourcentage cumulé expliqué, est consigné dans le tableau IV pour les trois premières valeurs retenues.

TABLEAU IV

Pourcentage de variance expliqué par chacune des valeurs propres.

*Percentage of variance accounted for by each eigenvalue.*

Valeurs propres	1	2	3
% de variance	51.02	27.59	10.20
% cumulé	51.02	78.61	88.81

On constate que les trois premières valeurs propres expliquent près de 89% de la variance totale. En passant donc de l'espace initial à 12 dimensions, à un espace à trois dimensions, on ne perd que 11% de l'information.

### 3. Les axes factoriels

Leur interprétation se fait à partir de la matrice des corrélations variables-facteurs (Tabl. V). En général, on ne retient que les corrélations supérieures à 0.40 en valeur absolue (Racine et Reymond, 1973).

TABLEAU V

Corrélations variables facteurs.

Component loadings.

	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3
P. Janv.	0.061	-0.217	0.913
P. Fév.	0.378	0.827	0.019
P. Mars	0.812	0.443	-0.019
P. Avril	0.904	-0.282	0.155
P. Mai	0.947	-0.206	-0.090
P. Juin	0.856	-0.501	-0.017
P. Juil.	0.837	-0.509	-0.032
P. Août	0.879	-0.375	-0.099
P. Sept.	0.852	0.361	-0.212
P. Oct.	0.127	0.880	-0.151
P. Nov.	0.722	0.532	0.047
P. Déc.	0.365	0.629	0.527

Nous nous limiterons à l'interprétation des axes 1 et 2 qui expliquent près de 80% de la variance totale (Tabl. IV).

Ces deux axes permettent de définir un plan, sur lequel nous avons reporté les 43 stations étudiées. Chaque station, identifiable par son numéro (Tabl. I), est projetée sur le plan en un point dont les coordonnées, que l'on peut appeler « scores », sont des combinaisons linéaires des variables initiales (Fig. 2 A).

Nous avons également porté sur cette même figure 2 A la direction des vecteurs correspondant aux variables initiales (seuls 5 vecteurs ont été retenus pour ne pas surcharger cette représentation). Cette façon de procéder n'a pour but, qu'une aide à l'interprétation, puisque en Analyse en Composantes Principales, les points variables et les points stations ne font pas partie d'un même ensemble, dans un même espace.

La lecture de la figure 2 sera facilitée en tenant compte des points suivants :

- seules les stations les mieux représentées, situées loin du centre de gravité, seront analysées;
- la proximité entre deux stations s'interprétera en terme de similitude par rapport aux variables initiales;

- la proximité entre variables s'interprétera comme une corrélation entre ces variables;
- la proximité entre un axe factoriel et la direction d'un vecteur variable donnera une idée de la corrélation entre ce facteur et cette variable;
- enfin, une station située dans la direction d'un vecteur variable est une station pour laquelle cette variable joue un rôle prépondérant.

On notera que ces différents résultats peuvent être lus directement à partir des différents tableaux fournis par l'Analyse en Composantes Principales (corrélations variables - facteurs...). Cependant, leur représentation graphique offre l'avantage d'une lecture conjointe.

### 4. Interprétation des axes factoriels (Fig. 2 A, 2 B)

#### a) L'axe 1.

Il est fortement corrélé avec les précipitations tombées entre le mois de mars et le mois de septembre, et également avec les précipitations tombées au mois de novembre.

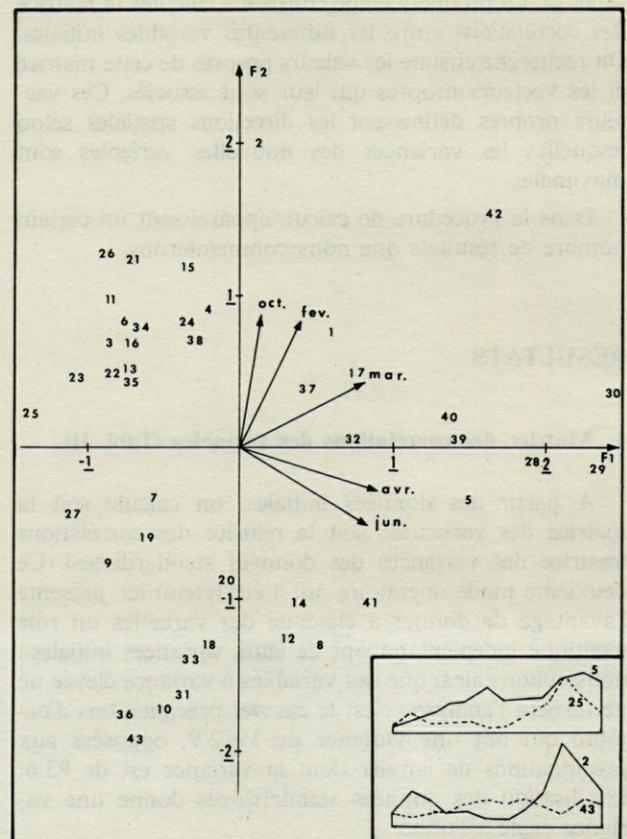


Fig. 2. - A) représentation de la projection des stations et des variables pluviométriques sur le plan factoriel (1, 2); B) diagrammes pluviométriques des stations opposées sur le plan factoriel (1, 2).

A) plot of the stations, components 1 and 2; B rainfall diagrams of some stations.

De façon générale, nous dirons que l'axe 1 est un facteur opposant les stations caractérisées par l'importance des précipitations au printemps, en été et en automne. Ainsi, nous trouvons les stations 28 (Prats de Mollo), 29 (La Preste), 42 (Velmanya) opposées aux stations 9 (Fuilla), 22 (Perpignan Llabanère) et 27 (Prades).

Une visualisation de cette opposition est donnée dans la figure 2 B, à partir des diagrammes ombriques des stations 5 (Corsavy) et 25 (Port-Vendres) prises ici comme exemple.

*b) L'axe 2.*

Il est fortement corrélé avec les précipitations des mois d'octobre, décembre et février. Il oppose des stations à fortes (station 2 : Banyuls) et faibles (station 43 : Villeneuve des Escaldes) précipitations pour ces trois mois de l'année.

La figure 2 B présente également l'opposition des diagrammes ombriques obtenus pour ces deux mêmes stations.

*c) L'axe 3.*

Nous ne l'avons pas représenté dans cette étude; mais le tableau des corrélations variables - facteurs

(Tabl. V) montre qu'il est fortement corrélé avec les précipitations du mois de janvier. Il se dégage de cet axe, les stations à très forte pluviométrie (stations 2 et 38) et des stations à très faible pluviométrie (stations 5, 13 ou 25) pour ce mois.

### 5. Essai de représentation cartographique

La représentation des stations par rapport aux axes factoriels 1 et 2, nous a permis de procéder à une première interprétation de l'analyse : regroupement des stations selon un gradient pluviométrique saisonnier. Cependant un phénomène climatique ne peut être isolé dans l'espace. Il est donc intéressant de voir comment se distribuent les stations dans l'espace géographique, en fonction de leurs scores selon les axes 1 et 2.

Cette cartographie des scores a souvent été utilisée, notamment dans certains domaines géographiques (Weaver, 1954; Garcia Ramon, 1976). Elle suppose que les scores soient standardisés, et qu'ils oscillent alors entre des valeurs comprises dans l'intervalle  $-3, +3$ . Cette étendue peut être découpée en classes comme il a été fait ici. Cette façon d'analyser laisse évidemment une part à la subjectivité, et est donc contestable en elle-

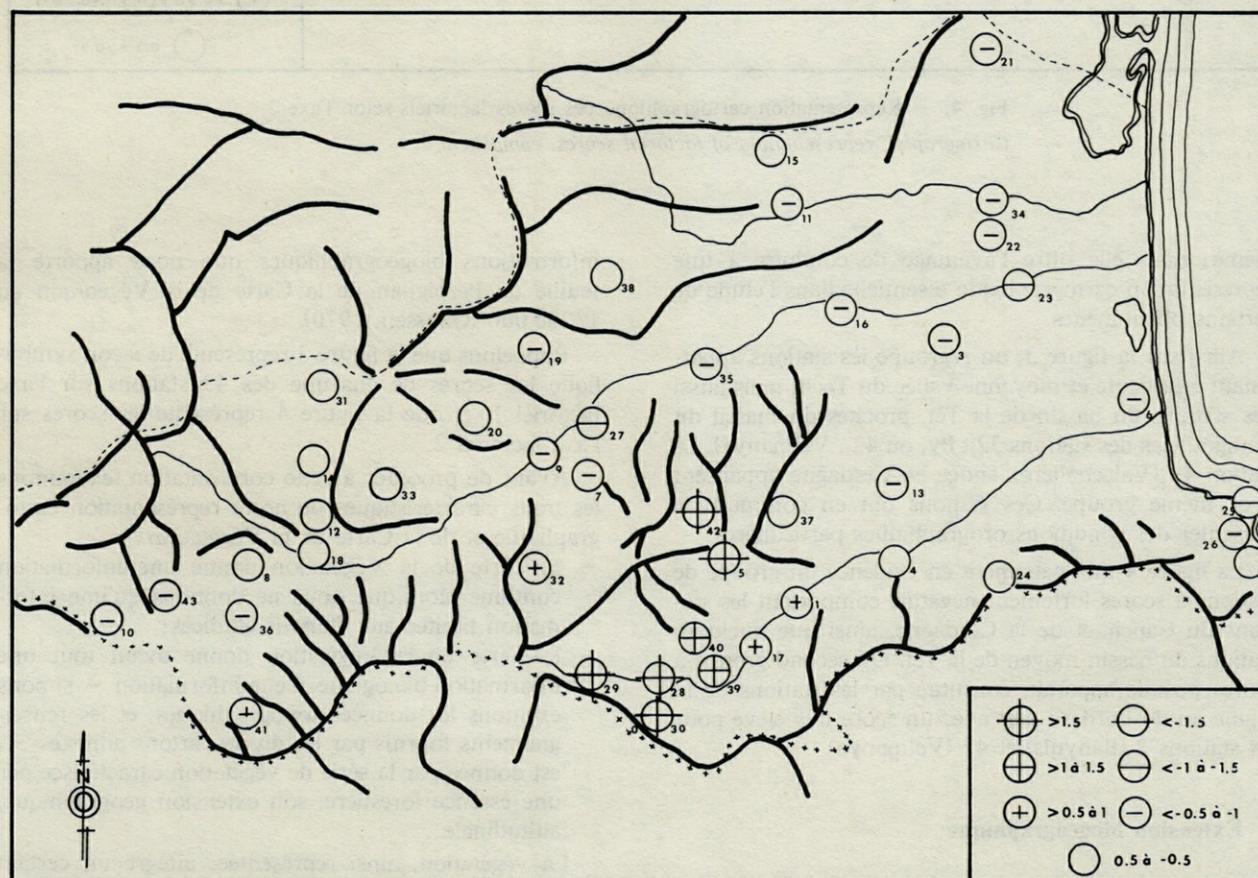


Fig. 3. - Représentation cartographique des scores factoriels selon l'axe 1.  
Cartographic representation of factorial scores, component 1.

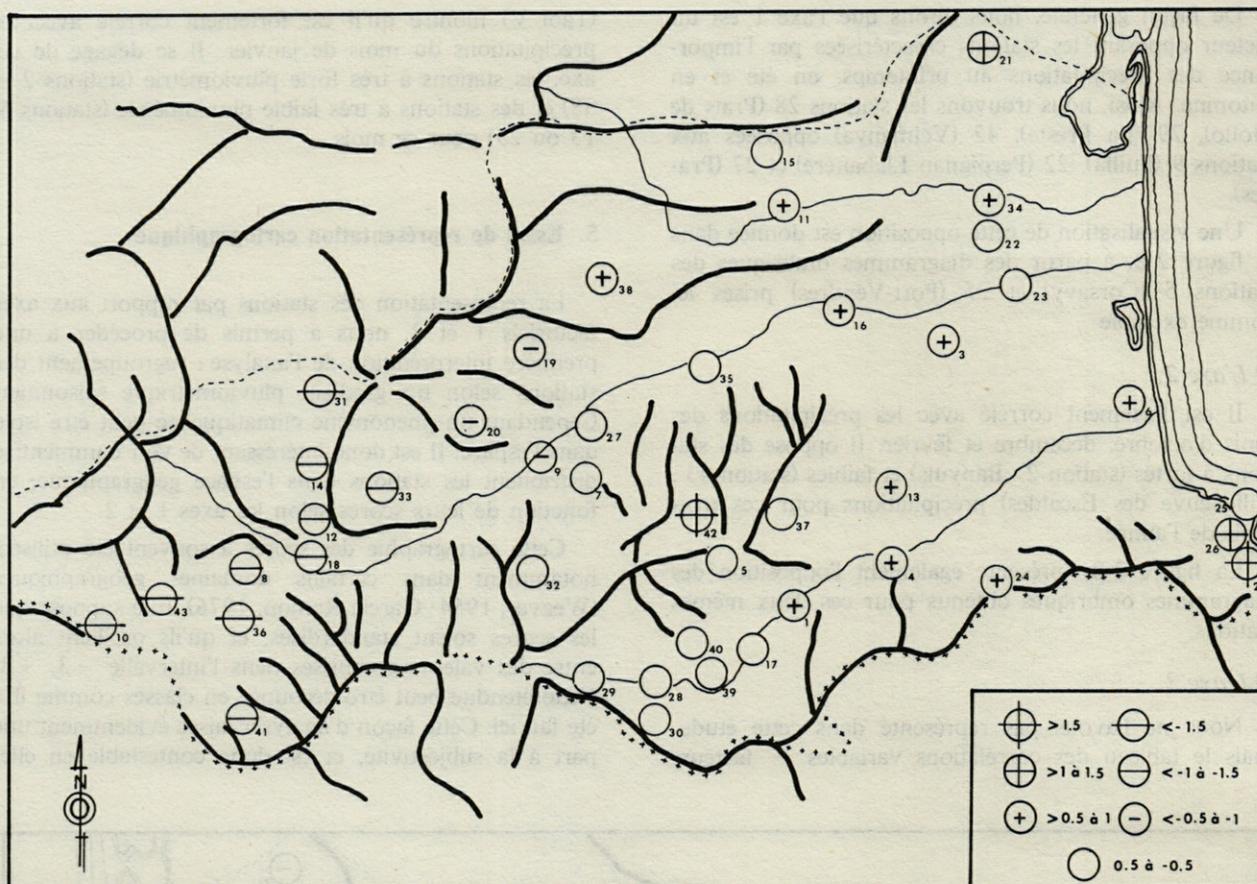


Fig. 4. — Représentation cartographique des scores factoriels selon l'axe 2.  
*Cartographic representation of factorial scores, component 2.*

même; mais elle offre l'avantage de conduire à une représentation cartographique essentielle dans l'étude de certains phénomènes.

Ainsi sur la figure 3, on regroupe les stations appartenant à la haute et moyenne vallée du Tech, mais aussi des stations du bassin de la Têt, proches du massif du Canigou (cas des stations 32 : Py, ou 42 : Velmanya). La station 41 (Valcebollere), située en Cerdagne appartient à ce même groupe. Ces stations ont en commun de présenter des conditions orographiques particulières.

La figure 4 met nettement en évidence un groupe de stations à scores fortement négatifs, comportant les stations du Capcir et de la Cerdagne, ainsi que quelques stations du bassin moyen de la Têt. Un second groupe à scores positifs apparaît, constitué par les stations de la plaine ou du bord de mer avec un score très élevé pour les stations 2 (Banyuls) et 42 (Velmanya).

## 6. Extension biogéographique

Bien que notre étude soit partielle puisqu'elle n'envisage que la moyenne des précipitations mensuelles, il est intéressant de comparer les figures 3 et 4 avec les

informations biogéographiques que nous apporte la feuille de Perpignan de la Carte de la Végétation au 1/200 000 (Gausson, 1970).

Rappelons que la figure 3 représente de façon symbolique les scores de chacune des 43 stations sur l'axe factoriel 1, et que la figure 4 représente les scores sur l'axe factoriel 2.

Avant de procéder à cette confrontation, examinons les traits caractéristiques de notre représentation cartographique et de la Carte de la Végétation :

- la Carte de la Végétation donne une information continue alors que nous ne donnons qu'une information limitée aux stations étudiées;
- la Carte de la Végétation donne avant tout une information biologique. Cette information - si nous excluons les données topographiques, et les renseignements fournis par les divers cartons annexes -, est donnée par la série de végétation caractérisée par une essence forestière, son extension géographique, altitudinale.

La végétation, ainsi représentée, intègre un certain nombre de facteurs écologiques dont les facteurs climatiques, et apparaît alors comme l'expression synthétique de phénomènes complexes.

L'Analyse en Composantes Principales utilisée dans cette étude exprime également de façon simple un phénomène complexe, à savoir la répartition des précipitations mensuelles. Cette expression est ici représentée par ces nouvelles variables que sont les facteurs au sens de l'Analyse statistique.

De façon générale, on peut alors penser qu'il y a convergence entre ces deux approches, chacune présentant ses propres avantages. Cette convergence demanderait cependant à être précisée, d'une part en introduisant dans la méthode quantitative, d'autres variables, les températures notamment, et d'autre part en l'étendant sur le plan géographique.

Si donc, nous nous reportons à la Carte de la Végétation, nous constatons une similitude entre les scores fortement positifs selon l'axe 1 (Fig. 3) et le Hêtre. Seule la station 41 (Valcebollere) située en Cerdagne s'éloigne nettement de l'aire de répartition du Hêtre pour le département considéré. Ceci est dû au fait que la Cerdagne appartient à un système climatique tout à fait original (apparaissant d'ailleurs sur la figure 4) et que la méthode quantitative utilisée ici, rappelons-le, ne considère que les précipitations qui ne sont qu'une des composantes d'un climat.

La figure 4 montre nettement un ensemble de stations à scores fortement négatifs. Ces stations, appartenant aux plateaux de la Cerdagne et du Capcir, mais aussi au Haut Conflent, se distribuent en général dans la série du Pin à Crochets, et ont en commun d'être soumises à un climat de type continental. Les précipitations présentent un maximum en été (Tabl. V des corrélations variables - facteurs, Fig. 2 A et 2 B pour la station 43 : Villeneuve des Escaldes).

Il est donc intéressant de noter ici la convergence assez nette entre les deux approches biogéographique et quantitative. Signalons, en outre, pour donner une autre confirmation de la méthode utilisée, que Izard (1977) étudiant les précipitations de cette partie des Pyrénées-Orientales, arrive aux mêmes conclusions en utilisant des méthodes tout à fait différentes. Cet auteur signale également la situation particulière de la station 41 (Valcebollere), que nous avons notée, lors du commentaire de la figure 3.

## CONCLUSION

Cette étude a voulu montrer avant tout l'intérêt de l'Analyse en Composantes Principales dans le traitement de données climatiques. Cette méthode a permis d'abord de résumer un tableau de taille relativement importante, en le réduisant à ce qu'il a d'essentiel, puisque deux facteurs expliquent près de 80% de l'information.

D'un espace initial à 12 dimensions, nous sommes passés à un espace à 2 dimensions. Dans ce plan, déterminé par les nouvelles variables (ou facteurs), l'analyse a

permis en outre de représenter l'ensemble des 43 stations, ainsi que certaines variables jouant un rôle particulièrement net dans la dispersion des stations.

En cela, l'analyse permet d'expliquer la proximité entre stations. La représentation cartographique des scores de chacune des stations, selon chacun des axes, prolonge les résultats de l'analyse et peut permettre la mise en évidence de sous-ensembles climatiques. Ces sous-ensembles peuvent être mis eux-mêmes en relation avec des facteurs physiques cartographiables tels que le réseau orographique, la direction des vents dominants, ... autant de facteurs qui peuvent avoir une influence sur la caractérisation des stations.

Enfin l'exemple traité ici peut être étendu, soit sur le plan de la méthode quantitative (utilisation de la rotation des axes par la méthode varimax (Kaiser, 1958), sur le plan du choix des variables (utilisation du nombre moyen de jours de pluie, ou des séquences pluviométriques), ou même sur le plan géographique en prenant en compte des régions limitrophes (Aude, Ariège, Catalogne espagnole).

## BIBLIOGRAPHIE

- ANNALES DE CLIMATOLOGIE, 1969. Commission météorologique des Pyrénées-Orientales. Perpignan, 89 p.
- COOLEY, W.W. et P.R. LOHNES, 1971. Multivariable data analysis. London, John Wiley, 364 p.
- GARCIA RAMON, M.D., 1976. El analisis factorial y canonico como tecnicas de diferenciacion de un espacio agricola. *Estud. geogra. (Madr.)*, **37** : 165-203.
- GAUSSEN, H., 1970. Feuille de Perpignan au 1/200 000. *Service de la Carte de la Végétation*, 2<sup>e</sup> édition, Toulouse.
- IZARD, M., 1977. Comptabilité écologique à moyenne échelle. Applications à la définition des régions écologiques Donezan, Capcir, Cerdagne. *Bull. Ecol.*, **8** : 219-230.
- KAISER, H.F., 1958. The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika*, **23** : 187-299.
- KERSHAW, K.A., 1973. Quantitative and dynamic plant ecology. London Arnold, 308 p.
- KING, L.J., 1969. Statistical analysis in geography. London, Prentice-Hall, 288 p.
- LEBART, L., A. MORINEAU et N. TABARD, 1977. Techniques de la description statistique. Paris, Dunod, 351 p.
- MARTIN, S. et M.F. de SAINTIGNON, 1974. Application de l'analyse en composantes principales à l'étude de la variabilité régionale et interannuelle des précipitations ardéchoises. *Rech. Géogr. Lyon*, **1** : 75-92.
- RACINE, J.B. et H. REYMOND, 1972. L'analyse quantitative en géographie. Paris, PUF, 316 p.
- ROMANE, F., 1972. Application à la phytocologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. *Thèse Doct. Ing., Montpellier*, 124 p.
- TOMASSONNE, R., 1967. Une méthode d'investigation : la régression orthogonale. *Ann. Sci. for. (Paris)*, **24** : 233-258.
- TORRENS-IBERN, J., 1972. Modèles et méthodes de l'analyse factorielle, Paris, Dunod, 198 p.
- WEAVER, J.C., 1954. Crop-combination in the Middle West. *Geogr. Rev.*, **44** : 175-200.



## VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA DENSITÉ DU MACROBENTHOS DANS L'ÉTAGE CIRCALITTORAL

Exemple de l'Annélide Polychète *Terebellides stroemi*  
pour la région de Banyuls, Méditerranée occidentale <sup>(1)</sup>

J.C. DUCHÊNE <sup>(2)</sup>

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

POLYCHÈTE  
MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE  
VARIATIONS MENSUELLES

**RÉSUMÉ.** — L'auteur décrit les variations numériques saisonnières de la macrofaune annélide totale et des individus de l'espèce la plus abondante : *Terebellides stroemi*. La station prospectée est située au large de Banyuls par 88 m de profondeur. Malgré les conditions stables de température, le recrutement en jeunes individus à l'échelle de la macrofaune totale apparaît fortement synchrone et se situe de mars à juin. Pour *T. Stroemi* ce recrutement est réduit aux mois de février et mars. L'amplitude des variations numériques saisonnières permet de calculer le rapport de fécondité ou coefficient de recrutement qui semble constituer un paramètre constant pour une espèce donnée, une méthode d'échantillonnage définie et des conditions de vie optimale. L'exploitation des variances numériques saisonnières de *T. stroemi* combinée aux fréquences des tailles permet de calculer la production annuelle : 6 217 mg/M<sup>2</sup>, la moyenne annuelle de la biomasse : 4 313 mg/m<sup>2</sup> et le rapport P/B voisin de 1,4.

POLYCHAETA  
WEST MEDITERRANEAN  
MONTHLY VARIATIONS

**ABSTRACT.** — Seasonal numerical variations of Polychaetous Annelid macrofauna and in particular of the species *Terebellides stroemi*, are described from an area 88 meters deep off Banyuls. In spite of the stable temperature conditions, the appearance of young individuals of the whole macrofauna appears to be highly synchronized; it takes place in February and March in the case of *T. stroemi*. The seasonal numerical variations amplitude allows us to appreciate the ratio of the number of individuals counted before and after the breeding period. This value, the fecundity ratio, seems to be a constant parameter for a given species, and sampling method, under optimal life conditions. The use of seasonal numerical variations and size frequencies allows us to compute the annual production : 6217 mg/m<sup>2</sup> (wet weight), the annual mean biomass : 4313 mg/m<sup>2</sup> and the P/B ratio close to 1.4.

(1) Travail réalisé grâce au concours du CNEXO (Contrat 76/1497) et du CNRS dans le cadre du L.A. 117 et de l'A.T.P. 2105.

(2) Cette note correspond à une partie du travail effectué à Banyuls pour l'obtention d'une thèse de spécialité en Océanographie biologique soutenue le 16 décembre 1976. Il nous est agréable de remercier Messieurs P. Drach, Professeur et J. Soyer, Directeur, qui ont permis notre accueil au Laboratoire Arago, ainsi que Monsieur M. Bhaud qui nous a confié ce travail et a suivi sa réalisation.

## INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude de la reproduction des Invertébrés benthiques de la zone circalittorale, non soumise à l'élévation estivale de la température, nous avons enregistré les variations de densité de certaines espèces d'Annélides Polychètes. Les données générales, la situation des stations, le matériel utilisé ainsi que les premiers résultats ont fait l'objet de deux notes (Duchêne, 1977; Bhaud et Duchêne, 1978). Nous présentons dans ce travail les résultats concernant les variations numériques des populations annéliennes au cours des saisons.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

A la suite d'une série de tests sur 2 types d'engins (Bhaud et Duchêne, 1977), nous avons retenu la benne Smith-McIntyre pour réaliser les séries hebdomadaires de prélèvements. La station prospectée est située à 4,2 milles du Cap Béar, sur 88 m de profondeur, dans la sous-communauté à *Nucula sulcata*. Elle est prospectée 3 à 4 fois par mois à raison de 10 prélèvements pour chaque sortie, ce qui correspond à une surface d'échantillonnage de 1 m<sup>2</sup>. Le sédiment est tamisé sur toile métallique à vide de maille de 1 mm.

## RÉSULTATS

Les variations saisonnières de densité, sont seules prises en compte. Elles sont d'abord étudiées à l'échelle de la macrofaune totale puis sur une échelle plus réduite pour ne considérer que l'espèce *Terebellides stroemi* qui possède l'indice biologique le plus élevé, la fréquence la plus forte et une abondance remarquable (Duchêne, 1977).

### 1. Ensemble de la macrofaune

Sur la courbe représentant la variation dans le temps du nombre total d'individus par m<sup>2</sup> (Fig. 1A), l'amplitude s'étale entre 240 et 770 individus/m<sup>2</sup> ce qui correspond à un rapport maximum de 1 à 3,2. Sur la courte période allant de février à mai le nombre d'individus est multiplié par 2,5. L'importance de cette variation saisonnière indique une forte synchronisation des périodes de reproduction. Dans le détail ce résultat peut subir une légère modification; il est possible de s'en rendre compte en isolant certaines espèces du stock total. Nous avons choisi les trois espèces d'Annélides Polychètes les mieux représentées au cours d'une étude antérieure limitée dans le temps: deux Polychètes sédentaires: *Terebellides stroemi* et *Ampharete acutifrons*; une Polychète

errante carnivore: *Marphysa bellii*. L'indice biologique de ces espèces est toujours supérieur à 100: 193 pour *T. stroemi*, 124 pour *A. acutifrons* et 113 pour *M. bellii*.

En se reportant à la variation mensuelle de la dominance des 3 espèces citées (Fig. 1B) il faut s'attendre dans l'hypothèse d'un synchronisme de ponte parfait, à une valeur de cet indice pratiquement constante. Or, en ce qui concerne *T. stroemi*, dont la dominance est toujours la plus forte quelle que soit la période considérée, deux pics apparaissent en décembre et juin malgré l'existence d'une seule époque de recrutement en jeunes stades. La

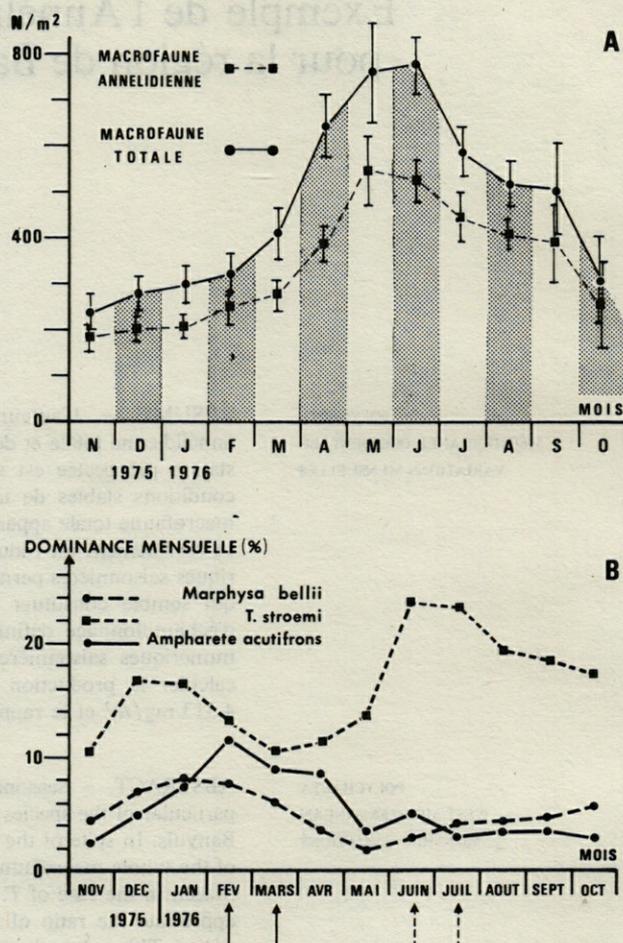


Fig. 1. - A) variation mensuelle à la station A, du nombre total d'individus et du nombre d'Annélides Polychètes récoltés. B) dominance mensuelle de 3 espèces communes de Polychètes; deux sédentaires: *Terebellides stroemi* et *Ampharete acutifrons*, et une errante: *Marphysa bellii*. Les flèches verticales indiquent les époques de recrutement en jeunes stades benthiques: trait continu pour *T. stroemi* et *A. acutifrons*; trait pointillé pour *M. bellii*.

A) variation of total number of individuals at station A for all species considered, and for Polychaetous Annelids. B) monthly dominance 3 common polychaete species; 2 sedentaria *Terebellides stroemi* and *Ampharete acutifrons* and one errantia: *Marphysa bellii*. Vertical arrows show times when young benthic stages are captured. Solid line: *T. stroemi* and *A. acutifrons*, dotted line: *M. bellii*.

définition même de la dominance, nombre d'individus d'une espèce rapporté au nombre total d'individus d'un prélèvement, permet d'expliquer le pic hivernal à partir d'une constance marquée du nombre d'individus de *T. stroemi* combinée à une baisse de l'effectif total. Par contre, le pic de printemps correspond à une augmentation considérable du nombre de *T. stroemi* combinée à une faible variation du nombre total d'individus. Les deux autres espèces ne témoignent pas d'une période de recrutement particulièrement marquée par la multiplication des individus. Les maximums de janvier et février correspondent à des variations relatives; c'est par contre en février-mars et juin-juillet respectivement pour *Ampharete acutifrons* et *Marphysa bellii* qu'une légère augmentation du nombre d'individus est mise en évidence. Il apparaît en définitive que si pour l'ensemble de la faune le recrutement s'étale sur 4 mois, il n'y a pas synchronisme de détail dans le recrutement en jeunes individus.

Il est intéressant de remarquer que le décalage de l'époque de ponte met en évidence un retard chez l'espèce carnivore *Marphysa bellii*. Bien qu'il ne soit pas possible d'éliminer totalement les causes intrinsèques, ce retard ne semble pas en relation avec le déroulement des différentes phases d'un cycle de maturation.

Les variations saisonnières du nombre d'espèces par prélèvement (Fig. 2) confirment les données précédentes: la diversité spécifique plus élevée entre mars et juillet reflète la présence dans les prélèvements d'un plus grand nombre d'espèces et d'une augmentation du nombre de leurs représentants.

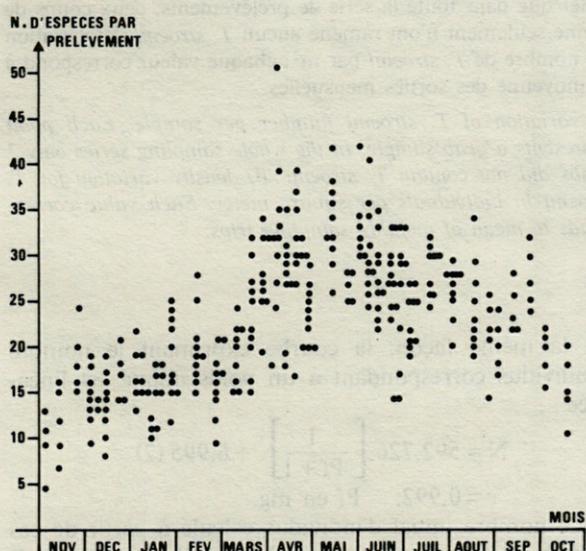


Fig. 2. — Nombre d'espèces par prélèvement. Chaque point présente un coup de benne. En hiver quelques prélèvements effectués par mauvais temps n'ont ramené que peu de sédiments; ils ont été éliminés.

Number of species per sample. Each point represents a grab sample. In winter some samples taken in rough weather contained very little sediment. These samples have been eliminated.

## 2. Terebellides stroemi

### a) Répartition spatiale

Pour connaître la répartition des individus sur le fond nous avons calculé le coefficient de dispersion de chaque série de 10 prélèvements (Tabl. I). Ce coefficient (Débauche, 1958; Creig-Smith, 1964) renseigne sur la distribution spatiale d'une espèce, la distribution étant régulière si  $\frac{S^2}{X} < 1$ , au hasard si  $\frac{S^2}{X} = 1$ , en agrégat si  $\frac{S^2}{X} > 1$ .

En outre l'éloignement de l'unité est testé selon les méthodes préconisées par Andrewartha et Birch (1954).

Les résultats (Tabl. I) montrent deux types de distributions liés certainement à des microvariations du sub-

TABLEAU I

Variation au cours de l'année de la valeur du coefficient de dispersion calculé sur le nombre d'individus de *T. stroemi* dans 10 prélèvements. La valeur de ce coefficient est ainsi symbolisée: + : de 0 à 2; ++ : de 2 à 4; +++ : supérieure à 4. La répartition en agrégats se généralise dès le début janvier avec des valeurs élevées en avril, mai et juin.

Yearly variation of dispersion coefficient calculated using number of *T. stroemi* in 10 samples.

Date	N° de sortie	Coefficient de dispersion	Répartition	
			régulière	en agrégats
Nov.	I	0,903	+	
	II	0,615	+	
	III	0,643	+	
Déc.	IV	1,909		+
	V	0,400	+	
	VI	1,833		+
Janv.	VIII	3,026		++
	IX	2,317		+
	X	1,531		+
Févr.	XI	1,271		+
	XIII	1,988		+
Mars	XIV	1,159		+
	XV	1,857		+
Avril	XVII	1,255		+
	XVIII	3,557		++
	XIX	3,304		++
	XX	1,844		+
Mai	XXI	4,190		++
	XXII	1,491		+
Juin	XXIII	3,044		++
	XXIV	1,784		+
	XXV	1,849		+
	XXVI	3,530		++
	XXVII	7,467		+++
Juil.	XXVIII	4,613		++
	XXIX	2,082		+
Août	XXX	0,756	+	
	XXXI	2,578		++
	XXXII	0,283	++	
Sept.	XXXIII	2,885		++
	XXXIV	1,512		+
	XXXV	1,584		+
Oct.	XXXVI	1,806		+
	XXXVII	1,082		+

strat mais aussi à la nature des phases de développement. Ainsi dans la période hivernale les valeurs sont inférieures à l'unité et correspondent à une répartition régulière des individus en nombre relativement faible. En revanche avec l'arrivée du printemps, le coefficient de dispersion atteint des valeurs importantes allant de 3 à 7 : la distribution en agrégats est seule observée. Durant cette période la benne prélève un grand nombre de jeunes stades benthiques. Il est alors vraisemblable que les agrégats correspondent à des zones très proches du lieu de ponte. Une conclusion indirecte est donc à noter au sujet du cycle de vie de *T. stroemi* : la structure en agrégats observée nettement après la ponte, est très vraisemblablement liée au fait que les jeunes individus restent à proximité immédiate de la ponte dont ils sont issus. La phase de dispersion des très jeunes stades larvaires est pratiquement inexistante. Mais en été, ce type de distribution s'efface considérablement indiquant un déplacement certain des jeunes stades benthiques.

b) *Variations saisonnières* (Fig. 3A et B)

Un pic important apparaît dès le début du mois d'avril et représente le début du recrutement en individus issus de la ponte printanière. Par contre, la période hivernale est caractérisée par un nombre moyen d'individus assez faible : des valeurs oscillant autour de 48 individus/m<sup>2</sup> sont alors enregistrées. Les chiffres les plus bas se situent juste avant le pic printanier, soit en février-mars. Notons que l'augmentation temporaire du nombre d'individus en décembre n'a pas de signification biologique et ne semble pas lié à la reproduction : les prélèvements benthiques ainsi que les mesures d'ovocytes n'indiquent pas l'apparition de jeunes stades. Les données numériques relatives à décembre apparaissent donc aléatoires.

Compte non tenu de cette irrégularité, les variations numériques mensuelles dessinent un graphe traduisant le contrôle des facteurs biologiques tels que la reproduction, la prédation, la mort. Il est nécessaire maintenant d'apprécier l'impact de ces différents facteurs sur la production.

c) *Production*

Les données concernant la production à l'échelle de l'espèce *T. stroemi* reposent sur les diagrammes de fréquence des tailles établis mensuellement, les abondances mensuelles et la relation longueur-poids (Duchêne, 1976-1977).

Etablissons tout d'abord la courbe de survie. La variation numérique indiquée sur la figure 3 entre juillet et novembre donne une idée grossière de la survie. Une meilleure courbe de survie (Fig. 4) est établie à partir des diagrammes de fréquence et des abondances. Une linéarisation est ensuite effectuée : l'ajustement étant hautement significatif pour l'équation suivante :

$$N = 444,444 \left[ \frac{1}{t+1} \right] - 3,831 \quad (1)$$

$$r = 0,991, \quad t \text{ en mois.}$$

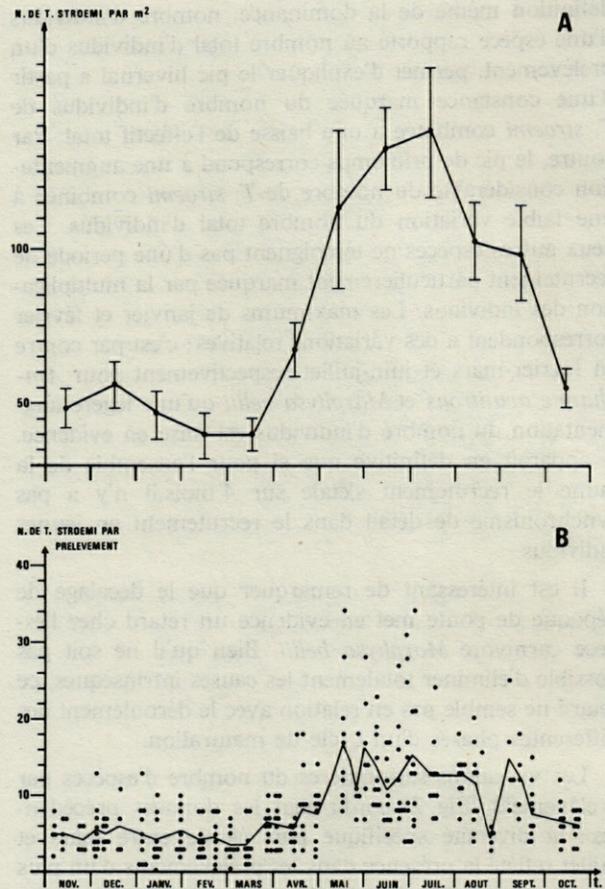


Fig. 3. — A) variation du nombre de *T. stroemi* par prélèvements. Chaque point correspond à un coup de benne. Il est à noter que dans toute la série de prélèvements, deux coups de benne seulement n'ont ramené aucun *T. stroemi*. B) variation du nombre de *T. stroemi* par m<sup>2</sup>; chaque valeur correspond à la moyenne des sorties mensuelles.

A) variation of *T. stroemi* number per sample. Each point represents a grab sample. In the whole sampling series only 2 grabs did not contain *T. stroemi*. B) density variation for *T. stroemi* in individuals per square meter. Each value corresponds to mean of monthly sampling trips.

De la même façon, la courbe exprimant le nombre d'individus correspondant à un poids donné est linéarisée :

$$N = 592,726 \left[ \frac{1}{Pf+1} \right] + 6,995 \quad (2)$$

$$r = 0,992, \quad Pf \text{ en mg.}$$

Le nombre initial d'individus calculé à partir de ces formules est dans un cas de 441, dans l'autre de 600. Il faut cependant préciser que les comptages effectués avant la période de reproduction font état d'un nombre d'ovocytes allant de 500 à 6 000 avec un nombre moyen de 2 500. Il apparaît donc une sous-estimation importante du nombre réel de jeunes individus, en relation avec la méthode de tri (Fig. 5).

Si l'échantillonnage est parfait, les classes les plus jeunes sont les plus abondantes. Mais l'inverse est ob-

servé car la première classe est très mal échantillonnée : elle correspond à des tailles de 0 à 0,2 mm trop petites pour être bien retenues par le tamis. Si la capture peut se faire c'est à cause de l'abondance des individus et de

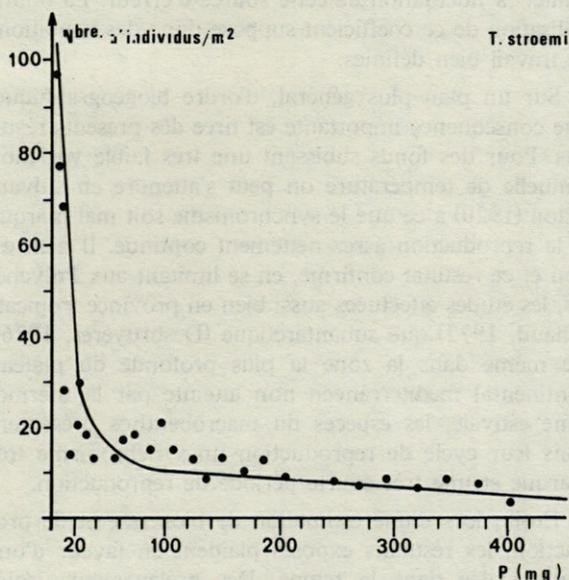


Fig. 4. - Courbe de survie établie d'après les diagrammes de fréquence des tailles et la relation donnant le poids formulé en fonction du temps.

Survival curve built from size frequency histograms and weight-time relation.

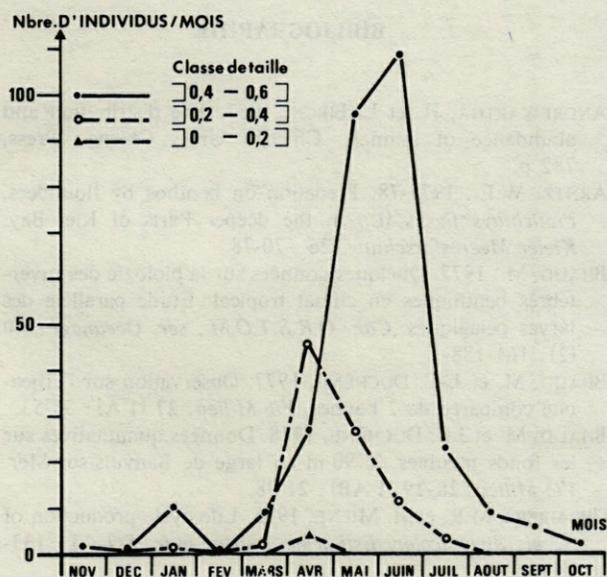


Fig. 5. - Nombre d'individus de *T. stroemi* appartenant à 3 classes de taille différentes. Les limites des classes sont données en unités micrométriques; le facteur de correction est de 4/3 pour obtenir des millimètres. L'échantillonnage imparfait est indiqué par la faible représentation des jeunes classes.

Number of *T. stroemi* belonging to 3 different size classes. Limits of the classes are given in micrometric units; millimeters are obtained by using a correction factor of 4/3.

la présence d'une fraction importante de fibres de *Posidonies* diminuant artificiellement la taille des mailles.

L'exploitation de la relation (2) liant le poids frais et le nombre d'individus, et celle donnant le poids frais en fonction du temps :

$$\sqrt[3]{Pf} = 0,187 t + 0,864 \quad (3)$$

permet de calculer pour les différentes cohortes, puis pour la population totale, d'une part la production annuelle et d'autre part la biomasse moyenne annuelle (Tabl. II). La production annuelle est obtenue par sommation des productions mensuelles fournies par la relation :

$$P_m = \left[ \frac{N_t + N_{(t-1)}}{2} \right] P_{(t-1)}$$

avec N : nombre d'individus

P : poids (en mg) correspondant au temps t en mois.

La biomasse moyenne annuelle est obtenue par simple sommation des valeurs mensuelles à l'intérieur d'une cohorte.

Une comparaison avec les travaux de Curtis (1977) réalisés sur la côte occidentale du Groenland montre un certain nombre de différences (Tabl. II). Ces différences peuvent s'expliquer par trois facteurs : une plus faible densité des individus sur les côtes méditerranéennes, une durée de vie plus courte et une croissance plus rapide. Les 2 premiers points ressortent des données de base relatives aux 2 régions. Le 3<sup>e</sup> point peut aussi être vérifié. Curtis (1977) calcule une relation donnant la croissance en longueur en fonction du temps :

$$L = 0,015 t + /5,000 \text{ avec } t \text{ exprimé en jours}$$

La formule analogue calculée à Banyuls donne :

$$L = 0,051 t + 9,052$$

Il apparaît nettement que la croissance est plus rapide à Banyuls. En outre la densité importante des individus

TABLEAU II

Production annuelle et biomasse moyenne (mg/m<sup>2</sup>) de *T. stroemi* à Banyuls et comparaison avec les données de Curtis (1977). La durée de vie est différente dans les 2 régions ainsi que la variation de la biomasse moyenne en fonction du temps.

Year production and mean biomass for *T. stroemi* in Banyuls and in western Greenland (Curtis 1977).

Année	Méditerranée occidentale			Groenland occidental		
	Production annuelle	Biomasse moyenne annuelle	P/B	Production annuelle	Biomasse moyenne annuelle	P/B
1	2038	584	3,49	8578,6	3861	2,22
2	1821	1191	1,53	6134,8	7094,2	0,86
3	2358	2538	0,93	3452,9	4468,4	0,77
4				1678,0	2786,4	0,60
5				770,1	1539,3	0,50
P/B moyen			1,44			1,04
	6217	4313		20614,4	19749,3	

sur les côtes du Groënland permet d'envisager une compétition interindividuelle importante ou une forte prédation. Ce dernier point a été mis en évidence par Arntz (1977, 1978) qui observe qu'en baie de Kiel, *T. stroemi* constitue un élément essentiel de la nourriture de *Platichthys flesus*.

Le calcul du rapport P/B indiquant le taux de renouvellement des biomasses est fait pour une cohorte entière et sur 3 ans : sa valeur est de 4,32 ; celle correspondant aux données de Curtis est de 5,22. Ces valeurs reflètent la mortalité importante des stades jeunes ainsi que la différence de croissance entre les individus provenant des deux régions.

## CONCLUSIONS

La variation saisonnière de *T. stroemi* se produit dans l'échelle 40 (en février) à 140 (en juillet) c'est-à-dire correspond à un facteur de multiplication proche de 3,5. En se rappelant que la ponte de *T. stroemi* a lieu en février-mars, la valeur du rapport précédent, désigné par la lettre « r », correspond à une mesure de la fécondité de l'espèce. En généralisant maintenant à l'ensemble des espèces, le rapport entre maximum et minimum numérique est de 3,2 ; la plus grande variation se produisant entre février et mai. Une première conclusion apparaît donc : l'époque de ponte s'établit pour les différentes espèces, sur une période relativement courte, comprise entre 3 et 4 mois. De plus *T. stroemi*, l'espèce la plus abondante, peut être considérée comme fortement représentative du reste de la macrofaune. Une restriction doit être apportée sur ce point ; elle est justifiée par le fait que dans les conditions de l'étude, l'entrée en reproduction des consommateurs secondaires se produit avec un léger retard par rapport aux consommateurs primaires.

Pour des conditions précises de travail « r » varie dans une très faible mesure quel que soit le lieu de récolte. Ainsi à Banyuls, « r » est voisin de 3,5 et le travail de Curtis (1977) sur la côte occidentale du Groënland permet de calculer pour la même espèce une valeur voisine comprise entre 2 et 3. Les données de Chambers et Milne (1975) chez *Nereis diversicolor* permettent de calculer un rapport de 4,3. En conséquence le paramètre « r » peut servir de critère de vraisemblance à une série numérique étalée sur l'année. Ainsi une valeur particulièrement forte, par exemple de l'ordre de 6, indique soit une fécondité supérieure à la moyenne soit un apport artificiel de jeunes stades provenant d'une région voisine. En fait lorsque la zone d'étude est entièrement occupée par l'espèce, il y a compensation aléatoire et une dérive importante de « r » ne peut être observée. En revanche cette dernière doit apparaître nettement lorsque l'aire prospectée intéresse une limite de répartition. Précisons cependant que certaines précautions méthodologiques sont indispensables à prendre pour une bonne utilisation du paramètre. Il est nécessaire en particulier de s'intéresser à une espèce dont

l'époque de ponte est peu étalée dans le temps, ce qui est le cas pour *T. stroemi* et d'utiliser un vide de maille constant : le coefficient de fécondité « r » se trouve nettement sous-estimé du fait que les classes de taille les plus jeunes ne sont pas récoltées ; il est donc important de limiter la fluctuation de cette source d'erreur. La bonne utilisation de ce coefficient suppose donc des conditions de travail bien définies.

Sur un plan plus général, d'ordre biogéographique, une conséquence importante est tirée des présents résultats. Pour des fonds subissant une très faible variation annuelle de température on peut s'attendre en suivant Orton (1920) à ce que le synchronisme soit mal marqué et la reproduction assez nettement continue. Il n'en est rien et ce résultat confirme, en se limitant aux Polychètes, les études effectuées aussi bien en province tropicale (Bhaud, 1972) que subantarctique (Desbruyères, 1976). De même dans la zone la plus profonde du plateau continental méditerranéen non atteinte par la thermocline estivale, les espèces du macrobenthos présentent dans leur cycle de reproduction un synchronisme très marqué et une très courte période de reproduction.

Enfin, lors d'une estimation de biomasse et de production, les résultats exposés plaident en faveur d'une étude étalée dans le temps. Des prélèvements isolés peuvent certes intéresser un petit nombre de grands individus ou un grand nombre d'individus très jeunes. Mais la présente étude montre qu'il n'y a pas toujours compensation de la réduction numérique par l'augmentation individuelle de biomasse.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTHA, H. et L. BIRCH, 1957. The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Chicago Press, 782 p.
- ARNTZ, W.E., 1977-78. Predation on benthos by flounders, *Platichthys flesus* (L.) in the deeper Parts of Kiel Bay. *Kieler Meeresforschung*, **26** : 70-78.
- BHAUD, M., 1972. Quelques données sur la biologie des Invertébrés benthiques en climat tropical. Etude parallèle des larves pélagiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **40** (2) : 161-188.
- BHAUD, M. et J.-C. DUCHÈNE, 1977. Observation sur l'efficacité comparée de 2 bennes, *Vie Milieu*, **27** (1 A) : 35-53.
- BHAUD, M. et J.C. DUCHÈNE, 1978. Données quantitatives sur les fonds meubles de 90 m au large de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **28-29** (1 AB) : 21-38.
- CHAMBERS, M.R. et H. MILNE, 1975. Life cycle production of *Nereis diversicolor*. *Estuarine coastal mar. Sci.*, **3** : 133-144.
- CURTIS, M.A., 1977. Life cycles and population dynamics of marine benthic Polychaetes from the Disko Bay area of the west Greenland. *Ophelia*, **16** : 9-58.
- DEBAUCHE, H.R., 1978. Problèmes de biocénétique. *Revue Quest. scient.*, **129** : 58-89.
- DESBRUYÈRES, D., 1976. Cycle biologique de quelques Annélides Polychètes en milieu sub-antarctique. *Thèse de spécialité Océanographie biologique, Univ. Pierre et Marie Curie* : 1-59.

- DUCHÈNE, J.C., 1976. Recherches sur les fonds meubles cir-  
littoraux au large de Banyuls-sur-Mer. Etude détaillée de  
*Terebellides stroemi* (Polychète sédentaire). *Thèse de spé-  
cialité, Océanographie biologique, Univ. Pierre et Marie  
Curie*, 1-159.
- DUCHÈNE, J.C., 1977. Premières données sur le cycle biolo-  
gique de *Terebellides stroemi* (Annélide Polychète) de  
l'étage circalittoral. *C.R. hebdomadaire des séances Acad. Sci. Paris*,  
**284** (24) : 2543-2546.
- GREIG-SMITH, P., 1964. Quantitative plant ecology. London,  
Butterworths, 256 p.
- ORTON, J.P., 1920. Sea temperature, breeding and distribution  
in marine animals. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **12** : 339-366.

Accepté le 18 avril 1979



# CONTRIBUTION À L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES MILIEUX SAUMÂTRES MÉDITERRANÉENS

## I. Les principaux caractères physiques et chimiques des eaux de l'étang de Citis (B.-d.-R.)

Jean-Pierre BAUDIN

Chargé de Recherche au C.N.R.S.

Département de Protection, Laboratoire d'Etudes de Pollution des eaux.  
C.E.N. Cadarache, B.P. 1, 13115 Saint-Paul-lez-Durance

ÉTANG  
EAU SAUMÂTRE  
CARACTÈRES PHYSIQUES  
CARACTÈRES CHIMIQUES

**RÉSUMÉ.** – Ce travail prend place dans le cadre des nombreuses investigations dont les milieux saumâtres méditerranéens ont fait l'objet. Dans cette première note consacrée à l'étang de Citis (Bouches-du-Rhône), l'auteur décrit les principaux caractères physiques et chimiques des eaux de l'étang, ainsi que leurs variations annuelles et interannuelles, sur la base des données recueillies au cours d'une étude menée pendant 45 mois.

LAGOON  
BRACKISH WATER  
CHEMICAL CHARACTERISTIC  
PHYSICAL CHARACTERISTIC

**ABSTRACT.** – This work presents data which are complementary to the numerous investigations carried out in the Mediterranean brackish water environment. It deals with the lagoon of Citis (Bouches-du-Rhône). The main chemical and physical characters of its waters are described as well as the interannual variations analysed from data collected over a period of 45 months.

### INTRODUCTION

Les eaux saumâtres méditerranéennes ont fait l'objet de multiples investigations qui ont permis de mettre en évidence leurs caractéristiques essentielles et leur extrême diversité. D. Schachter et G. Petit furent de remarquables précurseurs dans ce domaine (Petit, 1953, 1962, 1968; Petit et Schachter, 1951, 1954a, 1954b, 1959; Petit et Mizoule, 1962; Schachter, 1950, 1954, 1960, 1969; Schachter et Razavet-Duboul, 1948; Schachter et coll., 1954; Schachter et de Casabianca, 1965). Probablement à cause de sa modeste superficie, l'étang de Citis n'a jamais fait l'objet d'une étude suivie, contrairement à des étangs voisins, tel celui de l'Olivier (Mars, 1951 et 1961; Schachter, 1952 et 1958; Schachter et col., 1954; Kiener, 1968; Marilley, 1972) ou de Lavalduc (Mars, 1951 et 1961; Schachter et Mars,

1962). A notre connaissance, seuls, Nisbet et Schachter (1961) ont fourni quelques données sur les constituants chimiques de ses eaux durant les années 1955 et 1956.

Choisi essentiellement comme support à une étude radio-écologique expérimentale, l'étang de Citis n'en présente pas moins un grand intérêt sur le plan purement écologique. En effet, malgré ses origines artificielles (ancienne saline), cet étang constitue l'un des derniers milieux naturels de ce type dans la région, par opposition aux étangs voisins de Berre, l'Olivier ou Lavalduc dont l'équilibre a été récemment modifié ou perturbé profondément par l'action de l'homme.

Nous présentons ici les résultats de l'étude de l'évolution des principaux caractères physiques et chimiques des eaux de l'étang de Citis menée de mai 1972 à janvier 1976, période durant laquelle nous avons effectué 33 ensembles de prélèvements.

## 1. SITUATION ET TOPOGRAPHIE DE L'ÉTANG

L'étang de Citis fait partie de la chaîne des étangs saumâtres qui bordent à l'Ouest l'étang de Berre auquel il est relié par un ancien tunnel dont la fermeture interdit depuis longtemps toute possibilité de communication. Situé entre l'anse de Ranquet (étang de Berre) et l'étang de Lavalduc, il est de forme sensiblement ovale et son grand axe est orienté approximativement NNO-SSE. Si au nord et au sud-est les terrains présentent des pentes faibles, des collines boisées, de 30 à 60 mètres de hauteur, dominant l'étang sur la plus grande partie de son pourtour (Fig. 1).

L'étang de Citis mesure environ 1 500 m dans sa plus grande longueur et 1 000 m dans sa plus grande largeur. Malgré sa faible étendue (100 ha), sa profondeur, de l'ordre de 8 m, est remarquable, comparée à celle d'autres étangs saumâtres ayant une superficie beaucoup plus grande [étangs de Lavalduc : 7 à 10 m pour 500 ha (Schachter et Mars, 1962), de l'Olivier : 9 à 10 m pour 220 ha (Marilley, 1972), de Berre : 10 m maximum pour 15 500 ha (Minas, 1973) et de Biguglia situé sur la côte orientale de la Corse : 1,80 m pour 1 600 ha (de Casabianca, 1967)].

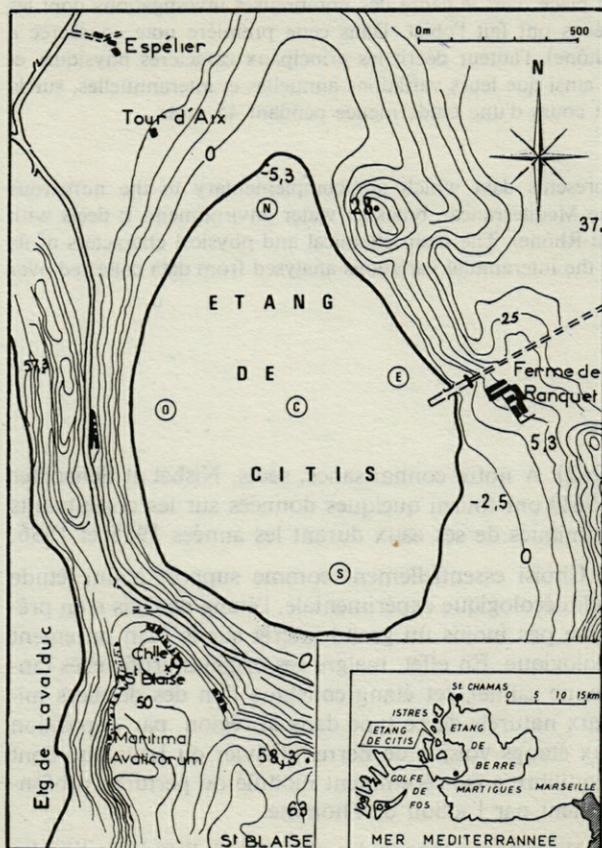


Fig. 1. — L'étang de Citis. Situation, topographie et emplacement des stations de prélèvements (O).

The lagoon of Citis. Situation, topography and location of the sampling stations (O).

La superficie et la profondeur de l'étang de Citis ont notablement varié entre mai 1972 et janvier 1976, à cause des fluctuations du niveau des eaux. Ainsi, d'octobre 1972 à février 1974, nous avons assisté à une élévation du niveau de l'étang ayant pour conséquence un accroissement de sa superficie, les eaux recouvrant les terres basses situées au sud-est.

## 2. MÉTHODES DE PRÉLÈVEMENT ET DE DOSAGE

Pour les prélèvements en profondeur nous avons utilisé une bouteille à renversement du type Mécaboliér. Les mesures de température ont été réalisées avec un thermomètre à renversement Richter et Wiese, celles du pH avec un pH-mètre sur des échantillons de 100 ml. Les dosages ont été effectués selon les méthodes suivantes :

- Oxygène dissous : méthode de Winkler.
- Chlorures : méthode potentiométrique (Rodier, 1975).
- Magnésium, sodium et potassium : spectrophotométrie d'absorption atomique.
- Calcium : spectrophotométrie d'absorption atomique après addition aux échantillons et aux étalons d'un tampon spectral au lanthane à 0,2 %.
- Sulfates : dosage gravimétrique.
- Nitrates : réduits en nitrites par le passage sur une colonne d'amalgame cadmium/cuivre (Wood et coll., 1967).
- Nitrites : diazotation de la sulfamylamide et copulation du composé diazoté avec du dichlorure de N1-naphtyléthylène diamine (Shinn, 1941). Mesure spectrophotométrique du produit obtenu à 520 nm.
- Ammoniaque : traitement par une solution d'hypochlorite de sodium et de phénol en milieu alcalin et en présence de nitroprussiate. Dosage de la coloration obtenue par spectrophotométrie à 640 nm (Zadorojny et coll., 1963).
- Phosphates inorganiques : formation d'un complexe phosphomolybdique réduit par l'acide ascorbique (Murphy et Riley, 1962) et dosage spectrophotométrique du produit obtenu à 815 nm.
- Silice : formation d'un complexe silico-molybdique et dosage spectrophotométrique à 810 nm (Strickland et Parson, 1965).

## 3. RÉSULTATS — CARACTÈRES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DES EAUX DE L'ÉTANG

### 3.1. Éléments chimiques majeurs — Salinité

Nous traiterons, dans ce paragraphe, des éléments chimiques les plus abondants rencontrés dans les eaux de l'étang :  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{K}^+$ . On

peut assimiler la somme de ces constituants à la salinité car elle représente, pour les eaux océaniques, la quasi totalité des substances dissoutes, soit  $34,245 \text{ mg.kg}^{-1}$  d'après Sverdrup et coll. (1942) et  $34,285 \text{ mg.l}^{-1}$  d'après Goldberg (1963).

A partir d'octobre 1972 jusqu'au printemps 1974 nous avons assisté à une forte diminution de la salinité des eaux de l'étang due à une pluviosité exceptionnelle qui a affecté la région d'Istres pendant cette période. Les précipitations ont atteint 950 mm en 1972 et 850 mm en 1973 alors que la moyenne annuelle pour les dix années précédentes (1962-1971) n'était que de 504 mm. De plus, l'étude de la répartition des précipitations dans le temps montre qu'il y a eu une très nette accentuation du régime torrentiel des pluies. Enfin, dans le même temps, l'évaporation est restée proche de la moyenne observée au cours des cinq années antérieures (900 mm). Il faut signaler que l'excès des précipitations s'est traduit par une forte élévation du niveau des eaux, l'impluvium de l'étang représentant 5 à 6 fois sa surface (Fig. 1). De faibles différences apparaissent entre les variations de concentration des différents éléments considérés. De ce fait, les valeurs extrêmes n'ont pas été enregistrées le même jour pour chacun d'eux, mais leur évolution a été parallèle et tout à fait semblable à celle des chlorures, par exemple (Fig. 2a).

Tableaux I et II sont rassemblées des données permettant de comparer la salinité de l'eau de l'étang de Citis à celle de l'eau de mer pour trois époques différentes : avant la dilution (20/09/1972), à la fin de la phase de dilution (9/04/1974) et après une nouvelle stabilisation de la salinité des eaux de l'étang (9/09/1975). L'ensemble de ces valeurs permet de faire plusieurs constatations quant à l'originalité des eaux de l'étang de Citis.

TABLEAU I

Concentration des principaux constituants de l'eau de mer et de l'eau de l'étang de Citis.

*Concentration of the main constituent of the sea water and of the waters of the lagoon of Citis.*

Constituants	Eau de Mer <sup>(1)</sup>		Eau de l'étang de Citis <sup>(2)</sup>					
	mg.l <sup>-1</sup>	%	20-09-1972		09-04-1974		09-09-1975	
			mg.l <sup>-1</sup>	%	mg.l <sup>-1</sup>	%	mg.l <sup>-1</sup>	%
Cl <sup>-</sup>	19 000	55,41	9 450	50,72	6 210	50,30	6 780	52,32
Na <sup>+</sup>	10 500	30,62	4 530	24,31	2 940	23,81	2 920	22,53
SO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	2 655	7,74	2 550	13,68	1 800	14,58	1 780	13,73
Mg <sup>++</sup>	1 350	3,93	1 150	6,17	725	5,87	760	5,86
Ca <sup>++</sup>	400	1,16	680	3,65	505	4,09	550	4,24
K <sup>+</sup>	380	1,11	270	1,45	165	1,33	167	1,29
Total	34 285	99,97	18 630	99,98	12 345	99,98	12 957	99,97

(1) D'après GOLDBERG (1963)

(2) Eau du fond de l'étang.

TABLEAU II

Valeurs de quelques rapports ioniques pour l'eau de mer et l'eau de l'étang de Citis (d'après le Tableau I).

*Values of some ionic ratios for sea water and for the lagoon of Citis (according to Table I).*

Rapports	Eau de mer	Eau de l'étang de Citis		
		20-09-1972	09-04-1974	09-09-1975
Na/Cl	0,5526	0,4793	0,4734	0,4306
SO <sub>4</sub> /Cl	0,1397	0,2698	0,2898	0,2625
Mg/Cl	0,0710	0,1217	0,1167	0,1121
Ca/Cl	0,0210	0,0719	0,0813	0,0811
K/Cl	0,0200	0,0285	0,0265	0,0246
K/Na	0,0362	0,0596	0,0561	0,0572
Ca/Mg	0,2962	0,5913	0,6965	0,7237

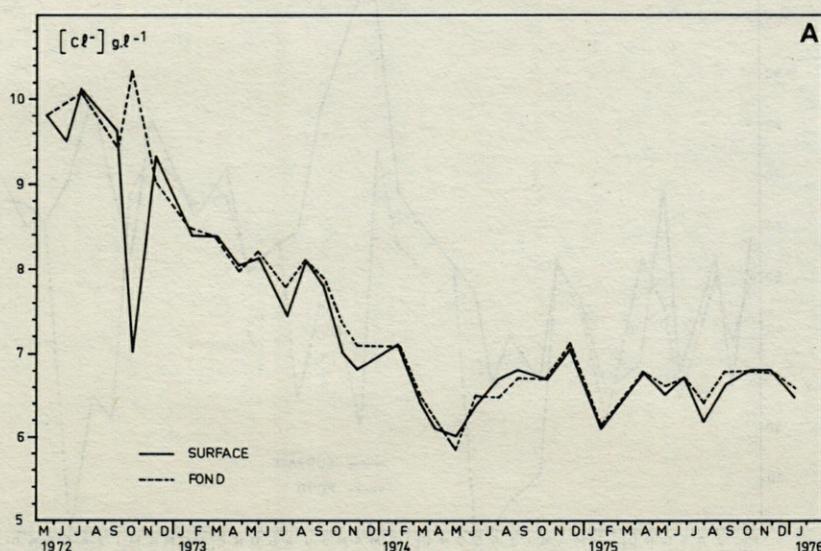


Fig. 2a. - Evolution de la teneur en chlore des eaux de l'étang de Citis.  
*Variation of the amount of chlorine in the waters of the lagoon of Citis.*

Il apparaît tout d'abord qu'elles sont nettement poikilohalines (Dahl, 1956), leur salinité ayant notablement varié depuis l'abandon de l'exploitation de l'étang comme saline. D'après les classifications établies par Aguesse (1957), Remane et Schlieper (1958), si elles sont restées longtemps polyhalines (16 à 40 g.l<sup>-1</sup> de sels) comme l'indiquent les valeurs citées par Nisbet et Schachter (1961), ces eaux sont passées depuis la fin de l'année 1972 dans le domaine mésohalin (5 à 16 g.l<sup>-1</sup> de sels).

La salinité représentait, le 20 septembre 1972, 54,3% de celle de l'eau de mer, mais ce pourcentage variait nettement selon les constituants comme le montrent les valeurs des rapports [sel] Citis/[sel] mer × 100 : 49,73 pour Cl<sup>-</sup>, 43,14 pour Na<sup>+</sup>, 96,04 pour SO<sub>4</sub><sup>-</sup>, 85,18 pour Mg<sup>++</sup>, 170 pour Ca<sup>++</sup> et 71,05 pour K<sup>+</sup>. Les eaux de l'étang de Citis, comme les eaux saumâtres en général, ne représentent donc pas une simple dilution des eaux marines, en particulier à cause de leur enrichissement en Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup> et SO<sub>4</sub><sup>-</sup> qui constitue un de leurs caractères essentiels (Schachter et Mars, 1962). Après la forte dilution due aux précipitations, les valeurs de ces rapports ont notablement diminué, mais en fonction de la nouvelle salinité (37,8% de celle de l'eau de mer), les mêmes constatations restent valables. De plus, on observe que la teneur en calcium demeure plus élevée dans les eaux de l'étang que dans l'eau de mer.

Une eau saumâtre apparaît d'autant plus originale que les rapports ioniques sont modifiés et différent de ceux des eaux marines. A cet égard, citons, en particulier, les rapports SO<sub>4</sub>/Cl et Ca/Mg qui sont beaucoup plus élevés pour les eaux de l'étang, et Na/Cl qui est le seul dont la valeur est supérieure pour l'eau de mer. En ce qui concerne uniquement le milieu saumâtre méditerranéen, les valeurs de certains de ces rapports indiquent

une grande similitude entre les eaux de l'étang de Citis et celles de l'étang de Lavalduc (Schachter et Mars, 1962). Mais en général, on observe une grande diversité liée essentiellement à l'existence ou à l'absence de communication avec la mer et aux caractéristiques des eaux affluentes (Tabl. III).

TABLEAU III

Rapports ioniques dans les eaux de quelques étangs saumâtres méditerranéens.

*Ionic ratios in the waters of some mediterranean brackish water lagoons.*

Etangs	Na Cl	SO <sub>4</sub> Cl	Mg Cl	Ca Cl	K Cl	K Na	Ca Mg
Citis (1)	0,430	0,262	0,112	0,081	0,024	0,057	0,723
Lavalduc (2)	—	0,254	0,109	0,079	—	—	0,735
Lavalduc (3)	—	0,242	0,107	0,076	—	—	0,709
Berre (2)	—	0,143	0,068	0,023	—	—	0,331
Maugio (2)	—	0,173	0,068	0,042	—	—	0,616
Olivier (2)	—	0,189	0,079	0,059	—	—	0,742
Olivier (4)	0,518	0,219	0,099	0,080	0,022	0,043	0,807
Biguglia (5)	0,527	0,160	0,067	0,023	0,027	0,052	0,342
Diana (5)	0,547	0,140	0,069	0,027	0,027	0,051	0,397
Urbino (5)	0,547	0,149	0,067	0,026	0,024	0,044	0,388
Palo (5)	0,444	0,134	0,052	0,021	0,013	0,029	0,407

(1) Le 9 septembre 1975.

(2) D'après NISBET, PETIT et SCHACHTER (1958).

(3) D'après SCHACHTER et MARS (1962).

(4) D'après MARILLEY (1972). Janvier 1968, station 5F.

(5) D'après DE CASABIANCA (1967).

### 3.2. Température, oxygène dissous et pH

Les eaux de l'étang de Citis sont très sensibles à la température atmosphérique dont elles suivent les variations mais avec une amplitude atténuée. Cette amplitude annuelle est de l'ordre de 20 °C pour les eaux de surface

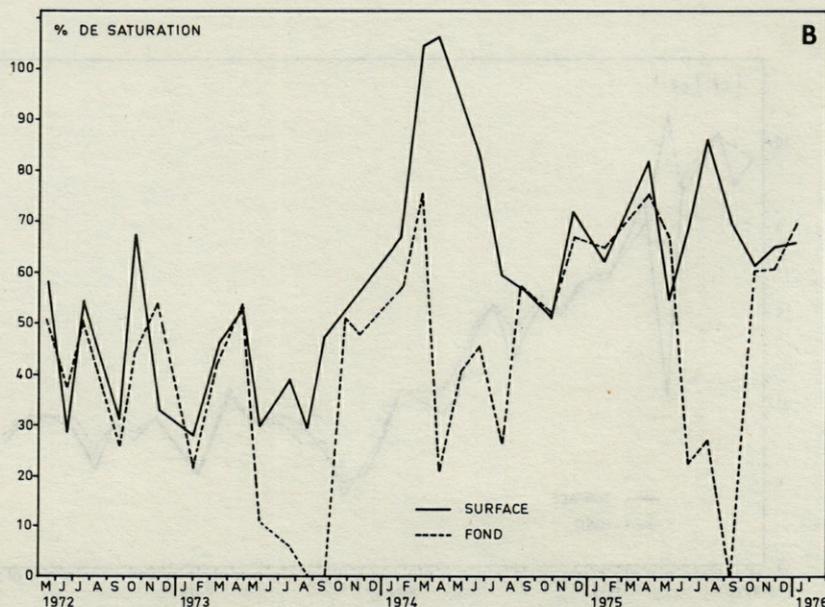


Fig. 2b. — Evolution de la teneur en oxygène dissous des eaux de l'étang de Citis.  
Variation of the amount of dissolved oxygen in the waters of the lagoon of Citis.

et de 15 °C pour les eaux du fond alors qu'elle est supérieure à 30 °C pour l'air. Les températures et leurs variations annuelles sont comparables à celles relevées par Marilley (1972) dans l'étang de l'Olivier (5 °C à 23 °C) et Minas (1973) dans l'étang de Berre (5,7 °C à 24,5 °C).

En ce qui concerne l'oxygène dissous (Fig. 2b) on note une sous-saturation assez marquée et quasi permanente qui diffère pour les eaux de surface du moins, de ce que l'on rencontre habituellement dans d'autres étangs comme ceux de Berre (Minas, 1973), de l'Olivier (Marilley, 1972), de Salses-Leucate et de Bages-Sigean (Jacques et coll., 1975).

Le pH des eaux de l'étang de Citis reste toujours alcalin, généralement supérieur à 7,9, même dans les eaux du fond où les valeurs minimales enregistrées n'ont jamais été inférieures à 7,4 (Fig. 2c).

Malgré des variations interannuelles sensiblement différentes, la température, la teneur en oxygène dissous et le pH des eaux de l'étang présentent un cycle annuel assez net et tout à fait similaire :

- Pendant la saison froide, les eaux sont homothermes, la concentration en oxygène dissous et la valeur du pH sont uniformes dans toute la masse des eaux (Fig. 3A).
- Au printemps, des gradients verticaux ayant leur maximum en surface s'instaurent (Fig. 3B) et demeurent, en s'accroissant parfois, jusqu'à la fin de l'été. Les différences de température les plus importantes, de l'ordre de 3 à 5 °C, apparaissent alors entre les eaux de surface et celles du fond. La teneur en oxygène dissous diminue dans les couches profondes et, dans la zone située immédiatement au-dessus des sédiments, elle devient parfois nulle, comme nous avons pu l'observer à plusieurs reprises (21/8 et 20/9/1973, 9/9/1975). On note également des écarts

importants de pH qui ne dépassent pas 0,5 à 0,7 unité. Ces écarts, comme l'amplitude des variations annuelles, restent assez faibles comparés à ceux qui apparaissent dans d'autres étangs saumâtres. Ainsi Marilley (1972) mentionne, pour l'étang de l'Olivier, des pH supérieurs à 9 en surface et inférieurs à 8 au fond. De Casabianca (1967) signale des variations annuelles de grande amplitude dans certains étangs de la côte orientale de Corse : de 7,2 à 9,1 dans l'étang de Biguglia, de 7,2 à 8,3 dans l'étang d'Urbino et de 7,2 à 8,1 dans l'étang de Diana.

L'ensemble des mesures de température, d'oxygène dissous et de pH met en évidence la succession, dans les eaux de l'étang de Citis, d'une phase d'homogénéité en période hivernale et d'une phase d'hétérogénéité du printemps à l'automne. Les données obtenues à l'issue de certains prélèvements montrent que l'instauration de gradients verticaux conduit parfois à une véritable stratification des eaux. Mais celle-ci n'est pas permanente en raison de la profondeur relativement faible de l'étang. Un coup de vent, même assez bref, peut provoquer le brassage d'une couche d'eau de plusieurs mètres.

### 3.3. Sels nutritifs

#### 3.3.1. L'azote

De 1972 à 1976 les concentrations en nitrates, nitrites et azote ammoniacal présentent des variations annuelles d'amplitude très différentes (Fig. 4). A cet égard, il faut souligner la pauvreté des eaux en azote observée de l'automne 1974 au printemps 1975 qui contraste avec les teneurs relevées antérieurement et postérieurement à cette période.

Bien qu'élevées, les concentrations maximales en nitrates mesurées par exemple à la station centrale en

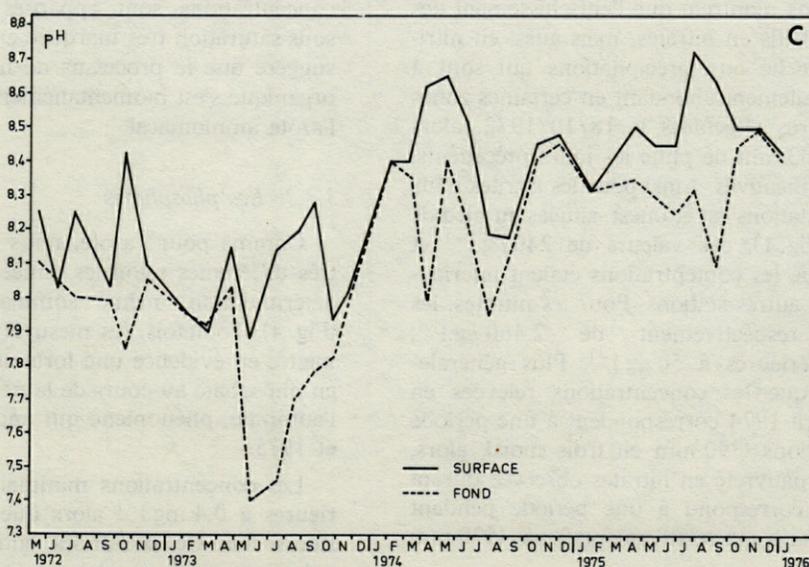


Fig. 2c. - Evolution du pH des eaux de l'étang de Citis  
Variation of the pH of the waters of the lagoon of Citis.

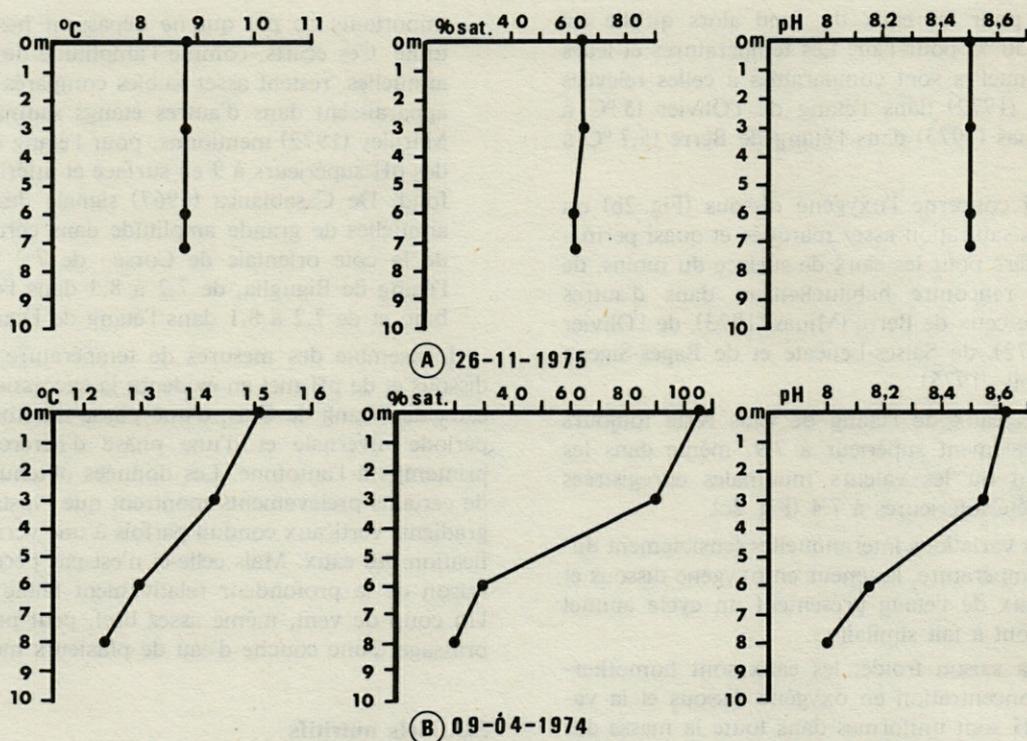


Fig. 3. - Exemple de variations de la température, de la teneur en oxygène dissous et du pH des eaux de l'étang de Citis en fonction de la profondeur au cours de la saison froide A et au printemps B.

Example of the temperature variations, of the amount of the dissolved oxygen and of the pH of the waters of the lagoon of Citis in relation to depth. During the cold season A and the spring B.

octobre 1973 ( $1180 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) ou en mars 1974 ( $820 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) ne sont pas exceptionnelles pour ce type de milieu comme l'indiquent certaines valeurs citées par Fiala (1972-1973) pour l'étang de Bages-Sigean et par Marilley (1972) pour l'étang de l'Olivier ( $700 \mu\text{g.l}^{-1}$ ). Différentes constatations montrent que l'enrichissement des eaux de l'étang de Citis en nitrates, mais aussi en nitrites, est étroitement lié aux précipitations qui sont à l'origine d'un ruissellement abondant en certaines zones côtières. Les mesures effectuées le 18/10/1972, alors qu'il était tombé 203 mm de pluie les jours précédents, sont tout à fait significatives. Ainsi pour les nitrites nous avons obtenu aux stations est et ouest, situées au pied de pentes abruptes (Fig. 1), des valeurs de  $240 \mu\text{g.l}^{-1}$  et  $200 \mu\text{g.l}^{-1}$ , alors que les concentrations étaient inférieures à  $50 \mu\text{g.l}^{-1}$  aux autres stations. Pour les nitrates, les teneurs étaient respectivement de  $2460 \mu\text{g.l}^{-1}$ ,  $2000 \mu\text{g.l}^{-1}$  et inférieures à  $50 \mu\text{g.l}^{-1}$ . Plus généralement, soulignons que les concentrations relevées en février, mars et avril 1974 correspondent à une période de fortes précipitations (390 mm en trois mois), alors, qu'inversement, la pauvreté en nitrates observée durant l'hiver 1974-1975 correspond à une période pendant laquelle la pluviosité a été relativement faible (570 mm en 16 mois).

Abstraction faite des faibles valeurs enregistrées d'octobre 1974 à avril 1975 ( $10$  à  $30 \mu\text{g.l}^{-1}$ ), la teneur des

eaux en azote ammoniacal a évolué entre 50 et  $700 \mu\text{g.l}^{-1}$  (Fig. 4). A trois reprises cependant, nous avons noté des concentrations très élevées dans les eaux du fond :  $2000 \mu\text{g.l}^{-1}$  en juillet 1973,  $1100 \mu\text{g.l}^{-1}$  en juin 1975 et  $1260 \mu\text{g.l}^{-1}$  en septembre 1975. Ces concentrations sont apparues corrélativement à une sous-saturation très marquée en oxygène dissous, ce qui suggère que le processus de nitrification de la matière organique s'est momentanément interrompu au stade de l'azote ammoniacal.

### 3.3.2. Les phosphates

Comme pour l'azote, nous observons des situations très différentes selon les années, ce qui rend difficile la détermination, même sommaire, d'un cycle annuel (Fig. 4). Toutefois, les mesures effectuées permettent de mettre en évidence une forte augmentation de la teneur en phosphate au cours de la période s'étendant de l'été à l'automne, phénomène qui apparaît nettement en 1973 et 1975.

Les concentrations minimales n'ont jamais été inférieures à  $0,4 \text{ mg.l}^{-1}$  alors que les maximales ont plusieurs fois été comprises entre 1,4 et  $2 \text{ mg.l}^{-1}$ . Ces valeurs sont très élevées par rapport à celles rencontrées dans divers étangs saumâtres méditerranéens. Ainsi pour l'étang de Berre, Blanc et coll. (1967) et Minas

(1973) citent des teneurs maximales de 0,2 mg.l<sup>-1</sup>. Dans les étangs de la côte orientale de la Corse elles sont de l'ordre de 0,070 à 0,12 mg.l<sup>-1</sup> (de Casabianca, 1967). Dans l'étang de l'Olivier où se jettent les eaux résiduaires de la ville d'Istres, la concentration varie en général de 0,2 à 0,3 mg.l<sup>-1</sup> avec un maximum de 0,82 mg.l<sup>-1</sup> (Marilley, 1972). Enfin, dans l'étang de Bages-Sigean, Fiala (1972-1973) a relevé des valeurs moyennes de 0,013 à 0,020 mg.l<sup>-1</sup> selon les stations, les teneurs maximales ne dépassant pas 0,050 mg.l<sup>-1</sup>.

Comme dans le cas des nitrates, l'apport de phosphates par les eaux de ruissellement dans l'étang de Citis est mis en évidence par les différences de concentrations relevées le 18/10/1972 entre les diverses stations; Centre surface : 1,02 mg.l<sup>-1</sup> - Centre fond : 0,65 mg.l<sup>-1</sup> - Nord : 0,92 mg.l<sup>-1</sup> - Sud : 0,88 mg.l<sup>-1</sup> - Est : 1,52 mg.l<sup>-1</sup> - Ouest : 1,92 mg.l<sup>-1</sup>. Ce phénomène est

cependant insuffisant pour expliquer les teneurs élevées en phosphates et leurs variations de grande amplitude. Malgré l'absence d'étude concernant le sédiment, on peut toutefois avancer l'hypothèse d'échanges entre l'eau et le sédiment, si l'on se réfère aux travaux de Marilley (1972) sur l'étang de Citis et de Fiala (1972-1973) sur celui de Bages-Sigean.

### 3.3.3. La silice

De février 1974 à janvier 1976 la teneur des eaux en silice varie entre 0,13 et 5,7 mg.l<sup>-1</sup>, valeurs comparables à celles citées par Blanc et coll. (1967) pour Berre et Marilley (1972) pour l'Olivier.

Dans l'étang de Citis, les concentrations maximales en silice s'observent au printemps et les minimales en hiver ce qui constitue une inversion par rapport au cycle habituellement décrit (Travers, 1971; Marilley, 1972; Blanc et Leveau, 1973). Ce phénomène, que nous exposerons dans une prochaine note consacrée au peuplement de l'étang de Citis, est lié à une grande poussée phytoplanktonique hivernale due à la prolifération de la Diatomée *Coscinodiscus granii*.

## CONCLUSION

Au terme de cette étude des principaux caractères physiques et chimiques des eaux de l'étang de Citis, nous soulignons, l'amplitude de la diminution de la salinité (33%) des eaux à la suite des précipitations abondantes tombées sur la région d'Istres entre octobre 1972 et avril 1974. Une telle évolution présente, par sa durée, un caractère exceptionnel par rapport au cycle annuel que l'on observe généralement dans les étangs saumâtres. Si la nature de l'écosystème n'a pas été fondamentalement modifiée, les eaux restant nettement mésohalines, ce phénomène a retenti sur la faune, bien que le caractère euryhalin de la plupart des espèces ait limité la portée d'une modification aussi profonde du milieu. En l'absence de communication avec la mer, les eaux de l'étang de Citis présentent une composition ionique originale par rapport à celle des eaux océaniques, caractérisée essentiellement par un enrichissement en calcium très important, mais également par rapport à celle des eaux des étangs voisins.

En plus des particularités liées à la salinité, les eaux de l'étang de Citis se caractérisent par une faible teneur en oxygène dissous qui indique une tendance à la sous-saturation du milieu, très nettement marquée dans les couches profondes, où, en été, s'instaurent parfois des conditions anoxiques.

Riches en sels nutritifs, les eaux de l'étang présentent des concentrations en phosphates très élevées qui déterminent un rapport N/P le plus souvent inférieur à 1, alors qu'il est, rappelons-le, peu différent de 16 dans les eaux océaniques (Redfield, 1934; Cooper, 1938; Richards et Vaccaro, 1956), c'est-à-dire voisin de celui

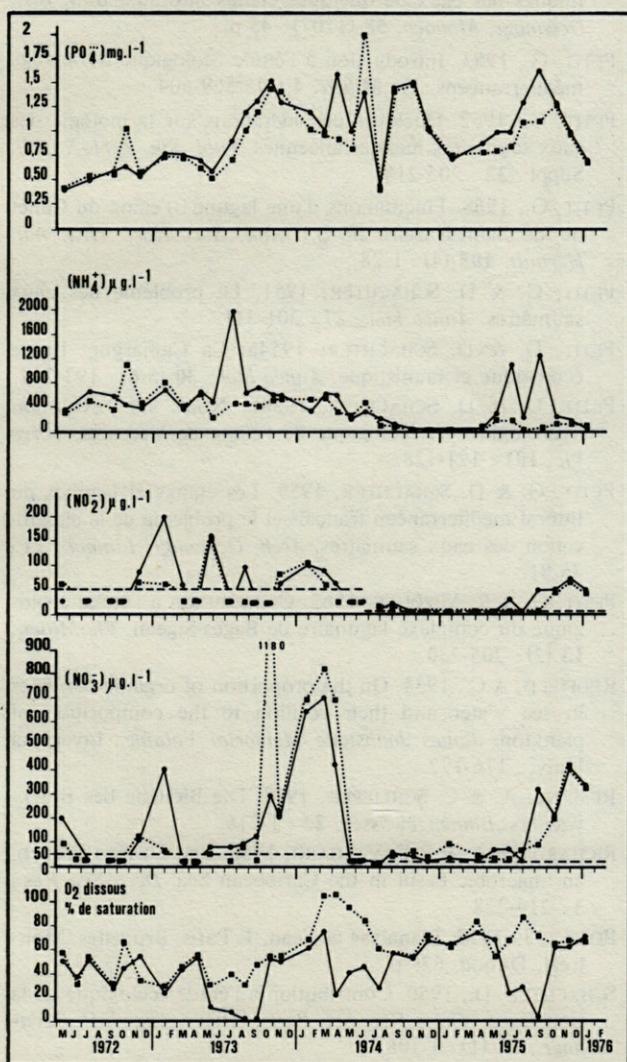


Fig. 4. - Variations concomitantes de quelques facteurs hydrobiologiques dans les eaux du centre de l'étang (surface.....; fond.....).

Concomitant variations of some hydrobiologic factors of the middle of the lagoon (surface.....; fond.....).

trouvé pour le zooplancton (16,5) et le phytoplancton (15,5) par Redfield (1934) et Flemming (1940). Cette anomalie se répercute sur le développement des populations phytoplanctoniques et n'est pas étrangère au fait que seule une espèce de Diatomée puisse se développer et proliférer en hiver, déterminant une inversion du cycle de la silice, phénomène qui constitue aussi une des originalités de l'écosystème étudié.

En raison de l'isolement de l'étang, les fluctuations de la salinité sont exclusivement liées aux précipitations et à l'évaporation. Homogènes durant la saison froide, les eaux présentent une hétérogénéité très nette au cours de la période estivale, ainsi que le montre l'instauration de gradients verticaux de température, d'oxygène dissous et de pH. Comme autres caractéristiques des eaux de l'étang de Citis, on peut citer une concentration élevée en calcium, une sous-saturation chronique en oxygène dissous, de fortes teneurs en phosphates et une inversion du cycle de la silice.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AGUESSE, P., 1957. La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, **8** (4) : 341-365.
- BLANC, F., B. COSTE, H.J. MINAS & K.H. SZEKIELDA, 1967. Distribution et corrélations des principaux facteurs hydrobiologiques dans un milieu de forte production organique (Etang de Berre). *Mar. Biol.*, **1** (1) : 43-55.
- BLANC, F. & M. LEVEAU, 1973. Plancton et eutrophie : aire d'épandage rhodanienne et Golfe de Fos (traitement mathématique des données). *Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille*, 681 p.
- CASABIANCA, M.L. (de), 1967. Etude écologique des étangs de la côte orientale (Corse). *Bull. Soc. Sci. hist. nat. Corse*, **582** : 41-74.
- COOPER, L.H.N., 1938. Redefinition of the anomaly of the nitrate-phosphate ratio. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **23** (1) : 179 p.
- DAHL, E., 1956. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. *Oikos*, **7** : 1-21.
- FIALA, M., 1972-73. Etudes physico-chimiques des eaux et sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). *Vie milieu*, **23** (1B) : 21-50.
- FLEMMING, R.M., 1940. Composition of plankton and unit for reporting populations and production. *Proc. Sixth Pacif. Sci. Congr., Calif. 1939*, **3** : 355-540.
- GOLDBERG, E., 1963. The oceans as a chemical system. In : *The sea*, **2** : 3-25. New York, M.N. Hill, Interscience Publication.
- JACQUES, G., G. CAHET, M. FIALA, J. NEVEUX et M. PA-NOUSE, 1975. Caractéristiques du milieu pélagique des étangs de Bages-Sigean et de Salses-Leucate pendant l'été 1974. *Vie Milieu*, **25** (1A) : 1-18.
- KIENER, A., 1968. L'évolution des populations de Sandres dans deux étangs méditerranéens. *Terre Vie*, **4** : 470-491.
- MARILLEY, M., 1972. Etude écologique d'un étang saumâtre méditerranéen, l'étang de l'Olivier : eaux, sédiments, plancton. *Thèse 3<sup>e</sup> Cycle Univ. Aix-Marseille* : 88 p.
- MARS, P., 1951. Evolution et faunes malacologiques des étangs de l'Olivier, de Lavalduc, d'Engrenier et de l'Estomac. *Vie Milieu*, **2** (4) : 434-444.
- MARS, P., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Thèse Doct. Univ. Paris* : 269 p.
- MINAS, M., 1973. Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre. Dynamique et bilan. Rapports avec le régime hydrologique. *Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille* : 337 p.
- MURPHY, J. and J.P. RILEY, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural water. *Analytica chim. Acta*, **27** (1) : 31-36.
- NISBET, G. PETIT & D. SCHACHTER, 1958. Caractères chimiques de quelques étangs méditerranéens. Considérations sur la classification des eaux saumâtres. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **13** : 672-675.
- NISBET, M. & D. SCHACHTER, 1961. Contribution à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Constituants chimiques des eaux de quelques étangs littoraux. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **58** (1207) : 45 p.
- PETIT, G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens, *Vie Milieu*, **4** (4) : 569-604.
- PETIT, G., 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Publ. Stn. Zool. Napoli, Suppl.*, **32** : 205-218.
- PETIT, G., 1968. Fluctuations d'une lagune : l'étang du Canet ou de Saint-Nazaire (P.-O.). *Ann. Soc. Hort. Hist. nat. Hérault*, **108** (4) : 1-28.
- PETIT, G. & D. SCHACHTER, 1951. Le problème des eaux saumâtres. *Année biol.*, **27** : 301-311.
- PETIT, G. & D. SCHACHTER, 1954a. La Camargue. Etude écologique et faunistique. *Année biol.*, **30** (5-6) : 193-252.
- PETIT, G. & D. SCHACHTER, 1954b. Notes sur l'évolution hydrologique et écologique de l'étang de Vaccarès. *Terre Vie*, **101** : 121-128.
- PETIT, G. & D. SCHACHTER, 1959. Les étangs et lagunes du littoral méditerranéen français et le problème de la classification des eaux saumâtres. *Arch. Océanogr. Limnol.*, **11** : 75-91.
- PETIT, G. & R. MIZOULE, 1962. Contribution à l'étude écologique du complexe lagunaire de Bages-Sigean. *Vie Milieu*, **13** (2) : 205-230.
- REDFIELD, A.C., 1934. On the proportion of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. *James Jonhstone Memorial Volume*, Liverpool Univ. : 176-192.
- REMANE, A. & C. SCHLIEPER, 1958. Die Biologie des Brackwassers. *Binnengewässer*, **22** : 1-216.
- RICHARDS, F.A. & R.F. VACCARO, 1956. The Carioco Trench, an anaerobic basin in the Caribbean Sea. *Deep-Sea Res.*, **3** : 214-228.
- RODIER, J., 1975. L'analyse de l'eau, **1**. Paris, Bruxelles, Montreal, Dunod, 629 p.
- SCHACHTER, D., 1950. Contribution à l'étude écologique de la Camargue. *Thèse Fac. Sci. Paris*, (1949). *Ann. Inst. Océanogr.*, **25** (1) : 1-108.
- SCHACHTER, D., 1952. A propos d'une nouvelle station à *Popella guernei* Richard : l'étang de l'Olivier (Bouches-du-Rhône). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **49** (1009) : 11 p.
- SCHACHTER, D., 1954. Contribution à l'étude hydrographique et hydrologique de l'étang de Berre (Bouches-du-Rhône). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **51** (1048) : 20 p.

- SCHACHTER, D., 1958. Contribution à l'étude écologique d'un étang méditerranéen. Le plancton de l'étang de l'Olivier (Bouches-du-Rhône). *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **13** : 676-682.
- SCHACHTER, D., 1960. Données nouvelles sur l'évolution de quelques étangs de Delta du Rhône. *Rapp. P.-v. Réunion. Commn. Int. Explor. Scient. mer Méditerr.*, **15** (3) : 156-162.
- SCHACHTER, D., 1969. Ecologie des eaux saumâtres. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **17** : 1052-1068.
- SCHACHTER, D. & C. RAZAVET-DUBOUL, 1948. Contribution à l'étude écologique des eaux temporaires en Camargue. *Congr. Int. Zool., Paris* : 566-567.
- SCHACHTER, D., J. SENEZ & J. LEROUX-GILERON, 1954. Note préliminaire sur la dystrophie d'un étang saumâtre du littoral méditerranéen : l'étang de l'Olivier. *Vie Milieu*, **4** (4) : 701-706.
- SCHACHTER, D. & P. MARS, 1962. Contribution à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Note préliminaire sur l'Ecologie de l'Etang de Lavalduc. *Publ. Stn. Zool. Napoli*, **32** : 219-235.
- SCHACHTER, D. & M.L. de CASABIANCA, 1965. Contribution à l'étude écologique des étangs de la plaine orientale de la Corse (Note préliminaire). *Rapp. P.-v. Réunion. Commn. Int. Explor. Scient. mer Méditerr.*, **18** (3) : 661-664.
- SHINN, M.B., 1941. A coloric method for the determination of nitrite. *Ind. Engng. Chem.*, **13** : 33-35.
- STRICKLAND, J.D. and T.R. PARSONS, 1965. A manual of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, **125** : 203 p.
- SVERDRUP, H.U., M.W. JOHNSON & R.H. FLEMING, 1942. The oceans. New York, Prentice Hall Inc., (4<sup>e</sup> édition) : 1087 p.
- TRAVERS, M., 1971. Le microplancton du golfe de Marseille : études quantitative, structurale et synécologique ; variations spatio-temporelles. *Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille* : 595 p.
- WOOD, E.D., A.J. ARMSTRONG and F.A. RICHARDS, 1967. Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite. *J. Mar. biol. Assoc. U.K.*, **47** : 23-31.
- ZADOROJNY, C., S. SAXTON and R. FINGER, 1963. Spectrophotometric determination of ammonia. *J. Water Pollut. Control Fed.*, **35** (5) : 905-912.

Accepté le 23 janvier 1979



## ÉCOLOGIE DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES DE QUELQUES PLAGES DE LA BAIE D'ALGECIRAS (ESPAGNE)

V. RODRIGUEZ <sup>(1)</sup>, M. IBÁÑEZ <sup>(1)</sup> et J. RODRIGUEZ <sup>(2)</sup>

(1) Faculté des Sciences, Université de Grenade, Département de Zoologie,  
Grenade, Espagne.

(2) Faculté des Sciences, Université de Malaga, Département d'Ecologie,  
Malaga, Espagne.

ÉCOLOGIE  
POLYCHÈTES  
ALGECIRAS  
ESPAGNE

**RÉSUMÉ.** – Une étude écologique est effectuée à partir de 44 stations (dans lesquelles ont été faits des prélèvements quantitatifs) réparties sur 3 plages de la baie d'Algeciras (Espagne) : 1) les caractéristiques fondamentales du milieu sont résumées; les facteurs suivants ont été envisagés : granulométrie et teneur en matière organique des sédiments; teneur en phosphate, nitrate et oxygénation de l'eau interstitielle; 2) une étude autoécologique du groupement a été effectuée.

ECOLOGY  
POLYCHAETES  
ALGECIRAS  
SPAIN

**ABSTRACT.** – This paper presents a study of intertidal zone of the western beaches of Algeciras (Spain) : 1) an environmental study dealing with the following factors : granulometry, oxygen contents, organic matter, nitrate and phosphate; 2) an autoecological study of the Polychaeta in the ecosystem; 3) a quantitative study showing 2 biocoenoses and indicating the faunistic (Polychaeta) composition of these : Biocoenosis of middle sand, abounding in calcareous (organogen) elements, with *Scolaricia typica*. Biocoenosis of fine intertidal sand, with 2 subcoenoses, 1) subcoenosis with *Nerine cirratulus*; 2) subcoenosis with *Nephtys cirrosa*.

### INTRODUCTION

Une série de recherches est actuellement en cours de développement en Espagne sur l'écologie des Annélides Polychètes de nos côtes, dans l'étage médiolittoral (Ibañez, 1973; Ibañez et Vieitez, 1973; Vieitez, 1976). Le présent travail est le premier concernant la baie d'Algeciras, bien que 34 espèces de Polychètes aient déjà été citées dans cette région, en provenance du fond de la baie.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

La baie d'Algeciras (Fig. 1), située à l'extrémité la plus méridionale de la péninsule ibérique, est une zone

relativement fermée, puisque son périmètre est d'environ 28 km, alors que sa largeur n'est que de 8 km.

Nos prélèvements proviennent des 3 plages de la moitié occidentale de la baie. 2 à l'intérieur de celle-ci (plages du Rinconcillo (**R**) et de Palmones (**P**)). Ces plages sont bien protégées des forts vents d'est, prédominants dans le détroit de Gibraltar. La troisième plage (Getares **G**) se trouve dans la partie la plus externe de la baie. Elle est soumise à l'action des vagues, et sa frange médiolittorale est très étroite, sauf à proximité des pointes rocheuses.

#### Récolte du matériel

Trois missions ont été effectuées entre avril 1975 et mars 1976, totalisant ainsi 44 échantillons quantitatifs, dont la localisation sur les plages est indiquée figure 2.

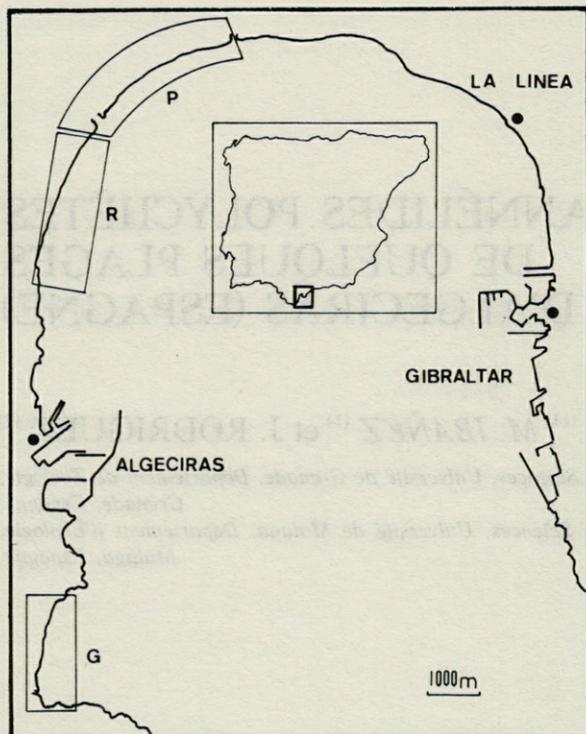


Fig. 1. — Baie d'Algéiras, localisation des plages étudiées. P : Palmones; R : Rinconcillo; G : Getares.

*Algieras Bay, localization of the studied beaches.*

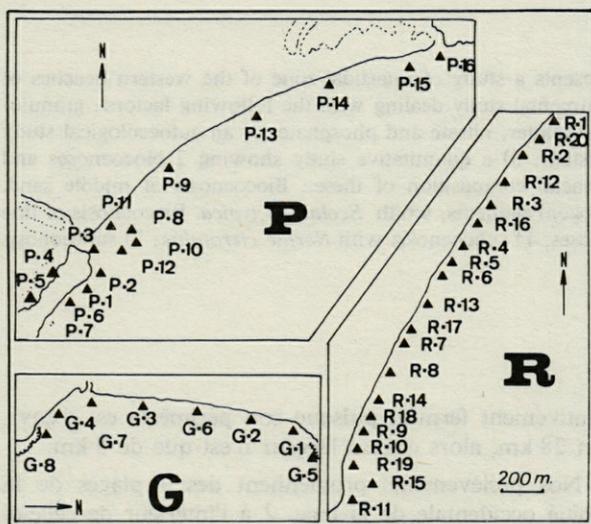


Fig. 2. — Localisation des prélèvements des plages étudiées. P : Palmones; R : Rinconcillo; G : Getares.

*Localization of samplings of the studied beaches.*

L'échantillonnage et l'étude granulométrique du sédiment ont été réalisés suivant la technique indiquée par Amoureux (1967), Ibañez (1973) et Vieitez (1976).

Les Annélides ont été recueillies à l'aide d'une pelle, dans un volume de sédiment d'environ 22,5 dm<sup>3</sup>; un carré de 27,5 cm de côté est marqué sur la surface du sable et tout le sédiment situé à l'intérieur de celui-ci

jusqu'à environ 30 cm de profondeur est prélevé, dans la zone comprise entre les limites des marées hautes et basses.

Les analyses chimiques suivantes ont été réalisées :

- Teneur en oxygène dissous dans l'eau interstitielle : méthode de Winkler, modifiée par Carpentier (1965);
- Teneur en matière organique du sédiment : méthode de Walkley & Black (1934) (*in* Primo & Carrasco, 1973);
- Teneur en nitrates : méthode de Strickland & Parsons (1968);
- Teneur en phosphates : méthode de Murphy & Riley (1958).

La détermination des exemplaires recueillis a été principalement réalisée avec les clefs de Fauvel (1923; 1927) et Day (1967).

Pour l'étude quantitative des populations, nous avons suivi la méthode décrite par Picard (1965), en utilisant les indices suivants :

- Dominance générale moyenne (= Fréquence, selon Dajoz, 1971)

$$D_m = \frac{n}{N} \text{ (exprimé en \% )}$$

n : nombre total d'individus de l'espèce considérée, N : nombre total d'individus de toutes les espèces.

Selon Soyer (1970), si  $D_m \geq 1\%$ , l'espèce considérée fait partie des espèces dominantes de la population.

- Fréquence (selon Glémarec, 1964; = Constance, selon Dajoz, 1971)

$$F = \frac{m \cdot 100}{M} \text{ (exprimé en \% )}$$

n : nombre total d'échantillons dans lesquels apparaît l'espèce considérée,

M : nombre total d'échantillons.

Par ces indices, on peut distinguer, outre les espèces dominantes (selon les critères de Soyer, 1970), les groupes d'espèces suivants :

- Constantes :  $F \geq 50\%$  - Accessoires :  $25\% < F < 50\%$
- Accidentelles :  $F < 25\%$ ;

D'autre part, quand  $F > 15\%$ , les espèces peuvent être :

- Expansives :  $D_m > 25\%$  - ou diffuses :  $D_m < 25\%$ .

Enfin, par l'utilisation de l'indice «  $D_m$  » une étude de l'affinité entre les échantillons a été effectuée selon la méthode proposée par Sanders (1960), Guille (1970), exprimant graphiquement les résultats dans un « diagramme treillis » (Fig. 20).

## RÉSULTATS

### Le milieu

Les résultats des analyses chimiques correspondant aux 3 plages étudiées, sont indiqués dans le tableau I, et

ceux correspondant à l'étude granulométrique du sédiment sont exprimés graphiquement, au moyen de courbes cumulatives (Fig. 3).

Par sa localisation, la plage de Getares est soumise à un fort hydrodynamisme, et les fractions les plus fines du sédiment sont déplacées vers ses extrémités; on peut observer sur la figure 3-G que presque tout le sédiment est constitué par des sables moyens modérément bien sélectionnés. D'autre part, en raison de l'action des vagues, il n'y a abondance d'individus que dans les zones protégées par les rochers de chaque extrémité de la

TABLEAU I

Résultats des analyses chimiques effectuées sur les 3 plages; les valeurs minimales et maximales obtenues sont indiquées ainsi que la valeur moyenne de toutes les analyses effectuées.

Results of the chemical analysis made on the 3 beaches; the maximal and minimal values obtained are indicated as well as the mean value of all the analysis carried out.

	Getares	Rinconcillo	Palmones	Valeur moyenne
Teneur en oxygène (mg/l)	0,72-5,48	0-6,07	0-6,09	2,5
Teneur en matières organiques (%)	0,27-1,56	0,16-0,9	0,13-2,8	0,603
Teneur en phosphates (µg.at/l)	0,85-2,9	1,3-5,8	1,3-2,9	2,6
Teneur en nitrates (µg.at/l)	0,8-1,2	0,5-3,4	0,95-1,65	1,5

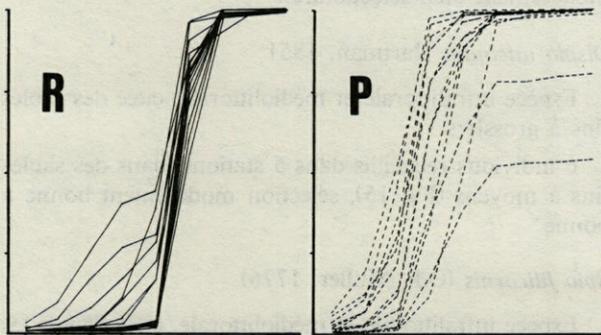
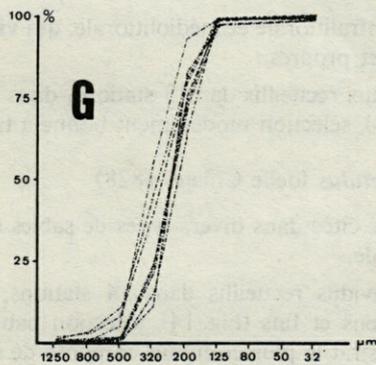


Fig. 3. — Courbes semi-logarithmiques cumulatives du sédiment dans les plages étudiées. G : Getares; R : Rinconcillo; P : Palmones.

Semi-logarithmic cumulative curves of the studied beaches.

plage, zones qui sont d'ailleurs les plus pauvres en oxygène et qui présentent la plus grande teneur en matière organique.

Sur la plage « Rinconcillo », beaucoup plus abritée, l'influence de l'hydrodynamisme ne paraît pas décelable, car elle est entièrement constituée par des sables fins, qui aux extrémités de la plage sont modérément bien sélectionnés et, au centre, très bien sélectionnés (Fig. 3-R).

Enfin, la plage de Palmones est bien protégée de l'agitation de la mer, mais elle reste soumise à des courants d'eau douce d'une certaine intensité à l'embouchure des fleuves Palmones et Guadarranque, ce qui fait que son sédiment est le moins homogène des 3 plages (Fig. 3-P).

### Inventaire faunistique et autoécologique

L'ordre systématique établi par Fauvel (1923; 1927) a été suivi. Les valeurs extrêmes des facteurs chimiques analysés par les espèces étudiées sont indiquées Tableau II.

TABLEAU II

Valeurs extrêmes des facteurs chimiques analysés pour les espèces étudiées.

Extreme values of the chemical factors analysed for the studied species.

Espèces	Oxygène mg/l	Matières organiques %	Phosphates µg.at/l	Nitrates µg.at/l
<i>Nereis diversicolor</i>	0	0,3-2,8		
<i>Nephtys hombergii</i>	0,79-3,27	0,2-0,48	1,3-3,35	1,6-1,8
<i>Nephtys cirrosa</i>	0-5,53	0,16-0,77	1,5-5,45	0,5-1,8
<i>Glycera convoluta</i>	0-6,07	0,2-0,9	1,3-4,2	0,5-3,4
<i>Onuphis conchylega</i>	0-6,07	0,27-0,9		
<i>Lumbrineris impatiens</i>	0,72-4,47	0,36-1,56	1,5-4,2	0,5-3,4
<i>Phylo foetida foetida</i>	0,71-1,91	0,45-1,56	2,9	0,95
<i>Scolarcia typica</i>	0-6,09	0,17-0,68	1,3-2,9	1,25-1,8
<i>Scoletepis fuliginosa</i>	0-3,51	0,16-1,56	1,05-3,55	0,5-2,7
<i>Nerinides cantabra</i>	0-5,53	0,3-0,6	3,35	3,4
<i>Nerine cirratulus</i>	0,31-3,86	0,13-1,8	1,3-5,8	0,68-2,7
<i>Dispio uncinata</i>	0-6,07	0,26-0,9	2,1-3,35	1,6-1,7
<i>Spio filicornis</i>	0-5,27	0,27-1,8	1,05-3,45	0,5-1,6
<i>Magelona papillicornis</i>	0-2,87	0,26-0,48	1,3	1,8
<i>Paraonis fulgens</i>	0	0,26		
<i>Audouinia tentaculata</i>	1,27	0,45		
<i>Notomastus latericeus</i>	0-1,27	0,3-1,56	2,9	0,95

### Famille NEREIDAE Johnston, 1865

*Nereis diversicolor* O.F. Müller, 1776

*Neanthes diversicolor* (Müller) in Hartman (1959)

Espèce infralittorale et médiolittorale présente dans des substrats très divers, mais montrant une nette préférence pour les sédiments vaseux riches en matières organiques et saumâtres.

27 individus recueillis dans 3 stations dont le sédiment (Fig. 4), dépourvu d'oxygène, était constitué par du sable moyen modérément bien sélectionné pour l'une, et pour les deux autres, de vase très riche en matière organique et dégageant une odeur de SH<sub>2</sub>.

## Famille NEPHTYDAE Grube, 1850

*Nephtys hombergii* Savigny, 1818

Espèce infralittorale et médiolittorale à large répartition écologique, depuis la vase jusqu'aux fonds rocheux.

6 individus recueillis dans 4 stations, dans des sables moyens et fins (Fig. 5), sélection modérément bonne à très bonne.

*Nephtys cirrosa* Ehlers, 1868

Espèce infralittorale et médiolittorale. Vit dans des sables fins à grossiers, propres, dans des zones tranquilles ou battues et avec une teneur en matière organique < 1% ; dans les sables à *Amphioxus* riches en matière organique et coquilles ; fait partie des communautés à *Zostera marina*.

28 individus recueillis dans 17 stations, dans des sables fins à grossiers (Fig. 6), sélection modérée à très bonne ; substrat de sables fins avec sélection modérément bonne à très bonne le plus commun.

## Famille GLYCERIDAE Grube, 1850

*Glycera convoluta* Kefenstein, 1862

Espèce infralittorale et médiolittorale, présente dans des sables vaseux à moyens, diversement sélectionnés ; dans des sables à *Amphioxus* et dans les prairies de *Posidonia* ; indifférente à la teneur en matière organique.

15 individus recueillis dans 14 stations, dans des sables fins à moyens (Fig. 7), sélection bonne à très bonne.

## Famille ONUPHIDAE Kinberg, 1865

*Onuphis conchylega* Sars, 1835*Nothria conchylega* (Sars) in Hartman (1959)

Espèce infralittorale et médiolittorale, présente dans les fonds sableux ou vaseux et dans les prairies de phanérogames marines.

17 individus recueillis dans 9 stations, dans des sables moyens et fins (Fig. 8), sélection modérément bonne à très bonne ; substrat formé par des sables fins modérément bien sélectionnés étant le plus commun.

## Famille LUMBRINERIDAE Malmgren, 1867

*Lumbrineris impatiens* (Claparède, 1868)

Espèce à large répartition bathymétrique et écologique, que l'on trouve depuis la zone médiolittorale jusqu'à la bathyale et occupant des sédiments de types très différents, comme les graviers, le sable ou la vase.

21 individus recueillis dans 12 stations, dans des sables moyens et fins (Fig. 9), sélection bonne à très bonne ; substrat le plus commun composé de sables fins avec une sélection modérément bonne.

## Famille ORBINIIDAE Hartman, 1942

*Phylo foetida foetida* (Claparède, 1870)

10 individus recueillis dans 3 stations, dans des sables moyens et fins (Fig. 10), sélection modérément bonne à bonne, et dans des zones d'intense hydrodynamique.

*Scolaricia typica* Eisig, 1914

Elle a été citée, des sables vaseux jusqu'aux graviers fins, faisant partie d'une biocénose non climatique et indépendante de l'étage (Péres & Picard, 1964).

564 individus recueillis dans 19 stations, dans des sables fins à moyens (Fig. 11), sélection bonne à très bonne ; substrat le plus commun composé de sables moyens, riches en éléments calcaires, avec une sélection modérément bonne.

## Famille SPIONIDAE Grube, 1850

*Scolelepis fuliginosa* (Claparède, 1870)

Espèce à large répartition bathymétrique, que l'on trouve depuis la zone médiolittorale jusqu'à la zone bathyale, dans des substrats pollués aussi bien durs que meubles (vase, sable), avec une grande quantité de restes végétaux en putréfaction.

19 individus recueillis dans 6 stations, dans des sables fins à moyens (Fig. 12), sélection modérée à très bonne.

*Nerinides cantabra* Rioja, 1918

Espèce infralittorale et médiolittorale, qui vit dans des sables fins et propres.

4 individus recueillis dans 3 stations, dans des sables fins (Fig. 13), sélection modérément bonne à très bonne.

*Nerine cirratulus* (delle Chiaje, 1828)

Elle a été citée dans divers types de sables de la zone médiolittorale.

415 individus recueillis dans 14 stations, dans des sables moyens et fins (Fig. 14), sélection pauvre à très bonne ; substrat le plus commun composé de sables fins modérément bien sélectionnés.

*Dispio uncinata* Hartman, 1851

Espèce infralittorale et médiolittorale, citée des sables fins à grossiers.

6 individus recueillis dans 5 stations, dans des sables fins à moyens (Fig. 15), sélection modérément bonne à bonne.

*Spio filicornis* (O.F. Müller, 1776)

Espèce infralittorale et médiolittorale, citée depuis les sables vaseux jusqu'aux sables à *Amphioxus*.

125 individus recueillis dans 8 stations, dans des sables moyens à fins (Fig. 16), sélection modérée à très bonne.

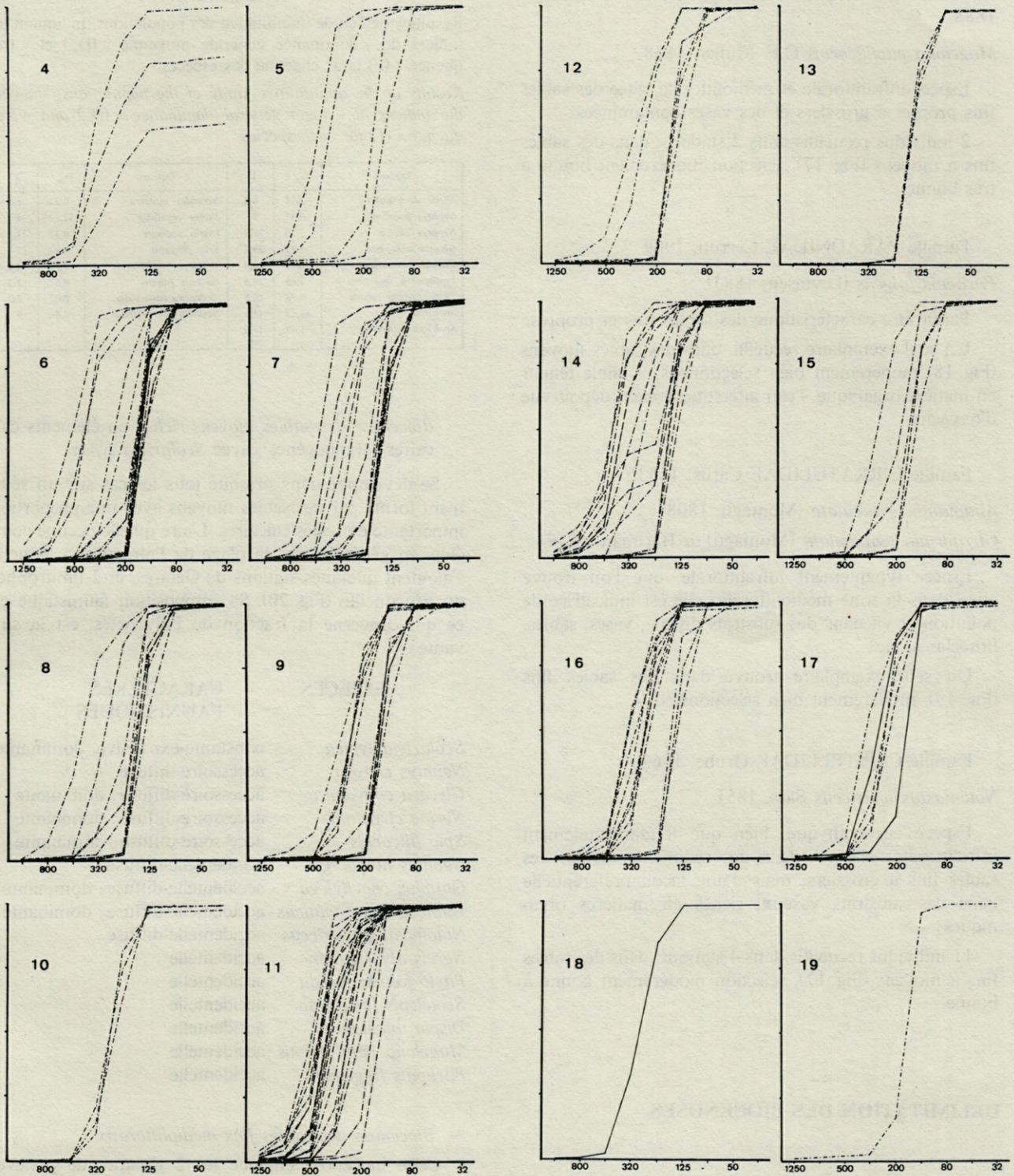


Fig. 4-19. — Courbes semi-logarithmiques cumulatives du sédiment correspondant aux différentes espèces. 4 : *Nereis diversicolor* ; 5 : *Nephtys homberggi* ; 6 : *Nephtys cirrosa* ; 7 : *Glycera convoluta* ; 8 : *Onuphis conchylega* ; 9 : *Lumbrineris impatiens* ; 10 : *Phylofoetida foetida* ; 11 : *Scolaricia typica* ; 12 : *Scolecopsis fuliginosa* ; 13 : *Nerinides cantabra* ; 14 : *Nerine cirratulus* ; 15 : *Dispio uncinata* ; 16 : *Spio filicornis* ; 17 : *Magelona papillicornis* (tracé continu) et *Notomastus latericeus* (tracé interrompu) ; 18 : *Paraonis fulgens* ; 19 : *Audouinia tentaculata*.

Semi-logarithmic cumulative curves of the different species.

Famille MAGELONIDAE Cunningham & Ramage, 1888

*Magelona papillicornis* O.F. Müller, 1858

Espèce infralittorale et médiolittorale, citée des sables fins propres à grossiers et des vases contaminées.

2 individus recueillis dans 2 stations, dans des sables fins à moyens (Fig. 17), sélection modérément bonne à très bonne.

Famille PARAONIDAE Cerruti, 1909

*Paraonis fulgens* (Levinsen, 1883)

Paraît être caractéristique des sables fins et propres.

Un seul exemplaire recueilli, dans des sables moyens (Fig. 18) modérément bien sélectionnés, à faible teneur en matière organique, l'eau interstitielle étant dépourvue d'oxygène.

Famille CIRRATULIDAE Carus, 1863

*Audouinia tentaculata* (Montagu, 1808)

*Cirriformia tentaculata* (Montagu) in Hartman (1959)

Espèce typiquement infralittorale, que l'on trouve aussi dans la zone médiolittorale; elle est indicatrice de pollution et vit dans des substrats divers : vases, sables, lithoclasses, etc.

Un seul exemplaire trouvé dans des sables fins (Fig. 19), modérément bien sélectionnés.

Famille CAPITELLIDAE Grube, 1862

*Notomastus latericeus* Sars, 1851

Espèce eurybathyque, bien que fondamentalement infralittorale; elle vit dans des sédiments divers, des sables fins à grossiers, mais d'une façon préférentielle dans des substrats vaseux, riches en matières organiques.

11 individus recueillis dans 4 stations, dans des sables fins à moyens (Fig. 17), sélection modérément bonne à bonne.

## DÉLIMITATION DES BIOCÉNOSES

Les résultats de l'étude quantitative des populations, réalisée selon la méthode de Picard (1965) sont indiqués Tableau III. D'autre part, à l'aide de la méthode de Sanders, nous avons obtenu d'excellents résultats dans l'étude des affinités entre les échantillons. Remarquons la présence de 3 groupes d'échantillons (Fig. 20) que nous groupons, d'après les résultats obtenus par les deux méthodes, en 2 biocénoses, indiquant ainsi la classification des différentes espèces dans chacune d'elles.

TABLEAU III

Résultats de l'étude quantitative des populations, indiquant les indices de « dominance générale moyenne » ( $D_m$ ) et « fréquence » (F) pour chacune des espèces.

Results of the quantitative study of the populations, showing the indices of « mean general dominance » ( $D_m$ ) and « frequency » (F) for each species.

Espèces	$D_m$	F	Espèces	$D_m$	F
<i>Nereis diversicolor</i>	2,12	6,8	<i>Neriniés cantabra</i>	0,31	6,8
<i>Nephtys hombergii</i>	0,47	9	<i>Nerine cirratulus</i>	32,62	34
<i>Nephtys cirrosa</i>	2,20	36,3	<i>Dispio uncinata</i>	0,47	11,3
<i>Glycera convoluta</i>	1,17	29,5	<i>Spio filicornis</i>	9,82	25
<i>Onuphis conchylega</i>	1,33	20,4	<i>Magelona papillicornis</i>	0,15	4,5
<i>Lumbrineris impatiens</i>	1,65	29,5	<i>Paraonis fulgens</i>	0,07	2,2
<i>Phylo foetida foetida</i>	0,78	6,8	<i>Audouinia tentaculata</i>	0,07	2,2
<i>Scolaricia typica</i>	44,33	43,1	<i>Notomastus latericeus</i>	0,86	9
<i>Scolecopsis fuliginosa</i>	1,49	13,6			

– Biocénose des sables moyens riches en éléments calcaires (organogènes), avec *Scolaricia typica*

Se développe dans presque tous les cas sur un sédiment formé par des sables moyens avec une proportion importante de restes calcaires. L'aire qu'elle occupe coïncide, en général, avec la plage de Palmones, à laquelle s'ajoutent quelques stations de Getares, et 2 limitrophes du Rinconcillo (Fig. 20). Sa composition faunistique en ce qui concerne la fraction de Polychètes, est la suivante :

### ESPÈCES

### CARACTÈRES FAUNISTIQUES

<i>Scolaricia typica</i>	constante-expansive, dominante
<i>Nephtys cirrosa</i>	accessoire-diffuse
<i>Glycera convoluta</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Nerine cirratulus</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Spio filicornis</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Nephtys hombergii</i>	accidentelle-diffuse
<i>Onuphis conchylega</i>	accidentelle-diffuse; dominante
<i>Lumbrineris impatiens</i>	accidentelle-diffuse; dominante
<i>Notomastus latericeus</i>	accidentelle-diffuse
<i>Nereis diversicolor</i>	accidentelle
<i>Phylo foetida foetida</i>	accidentelle
<i>Scolecopsis fuliginosa</i>	accidentelle
<i>Dispio uncinata</i>	accidentelle
<i>Magelona papillicornis</i>	accidentelle
<i>Paraonis fulgens</i>	accidentelle

– Biocénose des sables fins médiolittoraux

Cette biocénose englobe les 2 groupes de prélèvements inférieurs (Fig. 20); elle se développe par un sédiment formé surtout par des sables fins et coïncide avec la presque totalité de la plage du Rinconcillo, certaines stations de Getares et quelques autres de Palmones. On y distingue 2 subcénoses :

+ Subcénose à *Nerine cirratulus*

Occupe fondamentalement des sédiments de sable fin, bien qu'elle envahisse aussi certaines stations peuplées

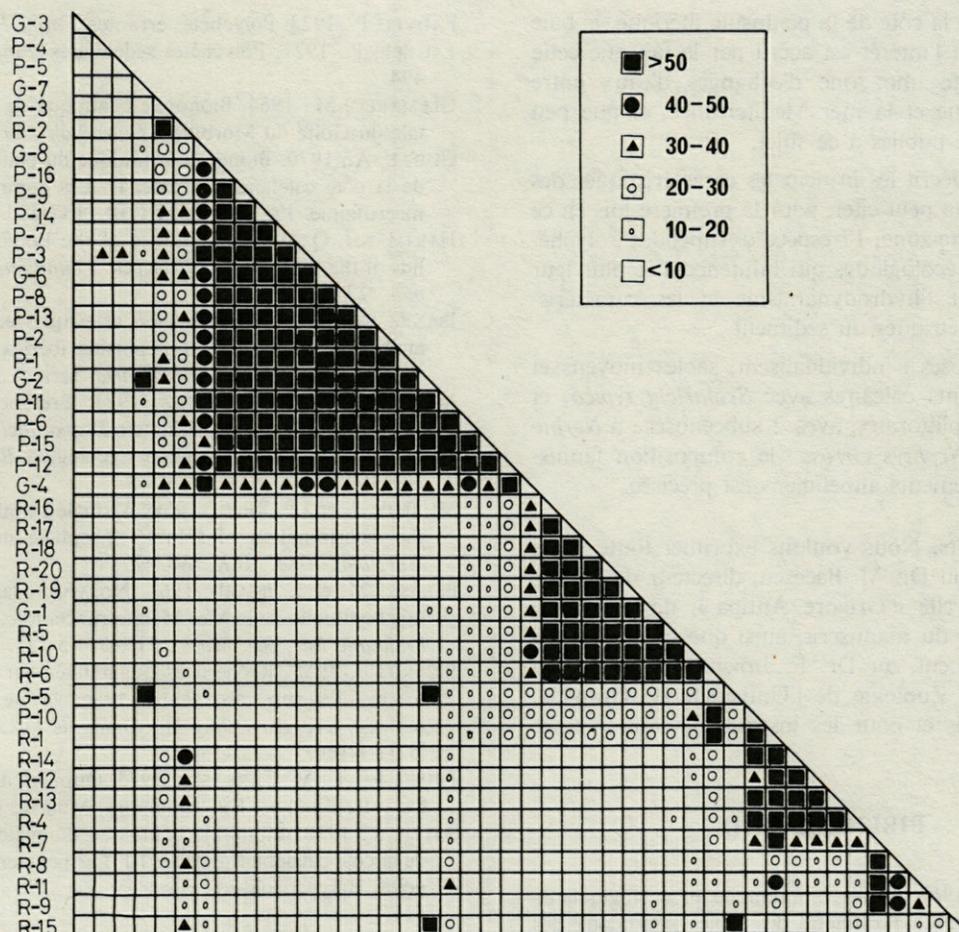


Fig. 20. — Représentation graphique des résultats de l'étude de l'affinité entre échantillons.

Graphic representation of the results of the study of affinity between the samples.

par *Scolaricia typica* (avec des sédiments de sable moyen). Sa composition faunistique, en ce qui concerne la fraction annélide est la suivante :

ESPÈCES	CARACTÈRES FAUNISTIQUES
<i>Nerine cirratulus</i>	constante-expansive, dominante
<i>Scolaricia typica</i>	accessoire-expansive, dominante
<i>Nephtys cirrosa</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Lumbrineris impatiens</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Spio filicornis</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Glycera convoluta</i>	accidentelle-diffuse
<i>Nephtys hombergii</i>	accidentelle
<i>Onuphis conchylega</i>	accidentelle
<i>Phylo fœtida fœtida</i>	accidentelle
<i>Scolecopsis fuliginosa</i>	accidentelle
<i>Dispia uncinata</i>	accidentelle
<i>Notomastus latericeus</i>	accidentelle

+ Subcénose à *Nephtys cirrosa*

Bien que *Nephtys cirrosa* soit l'espèce caractérisant cette subcénose, elle n'apparaît pas avec l'intensité de *Scolaricia typica* ou de *Nerine cirratulus* dans leurs associations respectives.

Elle reste incluse exclusivement dans la plage du Rinconcillo, le sédiment étant toujours formé de sable fin. *Scolaricia typica* n'apparaît jamais. La composition faunistique, en ce qui concerne la fraction annélide, est la suivante :

ESPÈCES	CARACTÈRES FAUNISTIQUES
<i>Nephtys cirrosa</i>	constante-expansive, dominante
<i>Glycera convoluta</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Onuphis conchylega</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Dispia uncinata</i>	accessoire-diffuse; dominante
<i>Lumbrineris impatiens</i>	accidentelle; dominante
<i>Scolecopsis fuliginosa</i>	accidentelle; dominante
<i>Nerinides cantabra</i>	accidentelle; dominante
<i>Nerine cirratulus</i>	accidentelle; dominante
<i>Spio filicornis</i>	accidentelle; dominante

## CONCLUSIONS

L'étude réalisée ici permet de déboucher sur une meilleure connaissance de la faune annélide dans

l'extrême sud de la côte de la péninsule ibérique, la baie d'Algeciras, dont l'intérêt est accru par le fait que cette région représente une zone d'échanges d'eaux entre l'océan Atlantique et la mer Méditerranée, et que peu d'articles ont été publiés à ce sujet.

Après avoir décrit les principales caractéristiques des plages étudiées on peut citer, pour la première fois en ce qui concerne cette zone, 17 espèce d'Annélides Polychètes; les facteurs écologiques qui influencent le plus leur distribution sont l'hydrodynamisme et les caractéristiques granulométriques du sédiment.

Deux biocénoses s'individualisent, sables moyens et riches en éléments calcaires avec *Scolaricia typica*, et sables fins médiolittoraux, avec 2 subcénoses : à *Nerine cirratulus* et à *Nephtys cirrosa*; la composition faunistique des groupements annéliens est précisée.

**Remerciements.** Nous voulons exprimer toute notre reconnaissance au Dr. M. Băcescu, directeur du Musée d'Histoire Naturelle « Grigore Antipa », de Bucaresti, pour la révision du manuscrit, ainsi que pour ses suggestions. Egalement, au Dr. F. Jiménez, directeur du Département de Zoologie de l'Université de Granada, pour ses conseils et pour les instruments mis à notre disposition.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AMOUREUX, L., 1967. Etude bionomique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. *Arch. Zool. exp. gén.*, **107** : 1-218.
- CARPENTIER, J.H., 1965. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (1) : 135-140.
- DAJOZ, R., 1971. Précis d'écologie. Paris, Dunod, 434 p.
- DAY, J.H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. 1 : Errantia. 2 : Sedentaria. *Br. Mus. (Nat. Hist.) Publ.*, **656** : 1-878.
- FAUVEL, P., 1923. Polychètes errantes. *Faune Fr.*, **5** : 1-488.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires. *Faune Fr.*, **16** : 1-494.
- GLÉMAREC, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. mar.*, **5** (1) : 33-96.
- GUILLE, A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1B) : 137-280.
- HARTMANN, O., 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. *Allan Hancock Found. publ. I & II occas. pap.*, **23** : 1-628.
- IBÁÑEZ, M., 1973. Contribución al estudio ecológico de los anélidos poliquetos de la península ibérica. *Publ. Fac. Cienc. Univ. Complutense Madrid, série A*, **197** : 1-125.
- IBÁÑEZ, M., & J.M. VIEITEZ, 1973. Presencia en la costa cantabrica des anélido poliqueto *Dispio uncinata*; contribucion a su estudio sistematico y ecologico. *Bol. R. Soc. esp. Hist. Nat. Secc. Biol.*, **71** : 5-8.
- MURPHY, J. et J.P. RILEY, 1958. A single-solution method for the determination of soluble phosphate in sea water. *J. Mar. biol. Assoc. U.K.*, **37** : 9.
- PÉRÉS, J.M. et J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. trav. stn. mar. Endoume Fac. Sci. Mars.*, **31** (47) : 5-137.
- PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. trav. stn. mar. Endoume Fac. Sci. Mars.*, **36** (52) : 1-160.
- PRIMO, E. et J.M. CARRASCO, 1973. Química agrícola. I. Suelos y fertilizantes. Ed. Alhambra, Madrid, 472 p.
- SOYER, J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoides (Crustacea). *Vie Milieu*, **21** (2B) : 337-511.
- STRICKLAND, J.D.H. et T.R. PARSON, 1968. A practical Handbook of Sea water Analysis. *Bull. Fisch. Res. Board Can.*, **167** : 245-249.
- VIEITEZ, J.M., 1976. Ecología de poliquetos y moluscos de la playa de Meira (Ria de Vigo). I. Estudio de las comunidades. *Invest. Pesq.*, **40** (1) : 223-248.

Accepté le 15 septembre 1978

# RÉGIME ALIMENTAIRE DE *GALEUS MELASTOMUS* RAFINESQUE, 1810 *ETMOPTERUS SPINAX* (L., 1758) ET *SCYMNORHINUS LICHA* (BONNATERRE, 1788) EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

Enrique MACPHERSON

Instituto de Investigaciones Pesqueras, Paseo Nacional  
Barcelona (3) Espana

ALIMENTATION  
SÉLACIENS  
CHEVAUCHEMENT  
COMPÉTITION

RÉSUMÉ. – Lorsque la taille du prédateur s'accroît, la fréquence de capture des Euphausiacés diminue, et celle des Céphalopodes et des Poissons augmente. Les chevauchements des niches alimentaires des 3 espèces, en général assez élevés sont à leur maximum dans le cas de *G. melastomus* comparé à *E. spinax*.

DIETS  
SELACHIANS  
OVERLAP  
COMPETITION

ABSTRACT. – When the size of the predators increases, the frequency of a capture of Euphausiacea decreases and the capture of Cephalopoda and Pisces increases. The overlap of the diet niches for the 3 species is generally rather high; it is at a maximum in the case of *G. melastomus* if compared with *S. spinax*.

## INTRODUCTION

Parmi les Sélaciens qui peuplent les côtes de la Méditerranée occidentale, *Galeus melastomus* est un des plus fréquents à partir de 300 m surtout. Par contre, *Etmopterus spinax* et *Scymnorhinus licha* sont des espèces peu communes, la dernière n'étant capturée que très rarement par les bateaux de pêche.

Nous disposons de très peu de données sur leur régime alimentaire. L'espèce la plus étudiée à ce sujet est *G. melastomus* (Capape et Zaouali, 1976; Rellini Orsi et Wurtz, 1975, 1977); les informations disponibles au sujet de *E. spinax* et de *S. licha* sont très réduites (Wheeler, 1969; Rellini Orsi et Wurtz, 1977).

L'objectif de ce travail est de présenter une série de résultats sur l'alimentation de ces espèces tout au long de l'année, en tenant compte des différentes tailles afin d'obtenir une vision plus exacte du comportement de ces Sélaciens.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude porte sur 1 559 exemplaires de *G. melastomus*, 353 d'*E. spinax* et 31 de *S. licha* des côtes de Méditerranée occidentale, entre Alicante (38°00' N) et le cap Creus (42°13' N), de décembre 1976 à décembre 1977, à des profondeurs allant de 150 à 650 m. Les prises d'échantillons sont plus fréquentes près des côtes de Barcelone.

Pour l'étude du régime alimentaire, nous avons utilisé les indices suivants (Hynes, 1950; Pillay, 1952; Hureau, 1970; etc.):

- coefficient de réplétion (C.R.) ou pourcentage d'estomacs pleins ou contenant des restes de nourriture par rapport au nombre total d'estomacs examinés;
- coefficient d'occurrence (C.O.) ou rapport entre le nombre d'estomacs contenant une proie déterminée et le nombre d'estomacs contenant de la nourriture;

- coefficient pondéral (Cp) ou rapport entre le poids total des individus d'une proie déterminée et le poids total des diverses proies absorbées par une même espèce;
- indice alimentaire (I.A.) (Lauzanne, 1975):

$$I.A. = \frac{\% C.O. \times \% C}{100}$$

Cet indice peut varier de 0 à 100. Pour les valeurs inférieures à 10, la proie n'a qu'une importance secondaire; une proie ayant un indice compris entre 25 et 50 est considérée comme essentielle dans le régime alimentaire. Au-dessus de l'indice 50, la proie est largement dominante.

Si l'on mesure le poids brut des organismes tels qu'ils sont extraits des estomacs, le pourcentage en poids peut être inexact car les proies peuvent être digérées bien que facilement identifiables. C'est surtout le cas des Poissons, des Céphalopodes et des grands Crustacés. On a alors préféré utiliser une méthode indirecte pour déterminer le poids de ces contenus.

Les otolithes des Poissons, les mandibules des Céphalopodes et les carapaces des Crustacés se conservent beaucoup mieux dans les estomacs que le reste des organismes et présentent un coefficient de corrélation plus élevé avec la taille de l'individu (Hickling, 1933; Clarke, 1962); ils peuvent donc donner une idée assez exacte du poids de la proie.

Les différents rapports: longueur otolithe - poids Poissons, longueur mandibules - poids Céphalopodes et longueur carapace - poids Crustacés ont été mesurés sur de nombreux exemplaires dans la zone étudiée.

Les grandes proies encore intactes ou les restes peu digérés ont été pesés directement ainsi que les petits organismes encore entiers (Amphipodes, etc.).

## RÉSULTATS

### 1. Etude du régime alimentaire. Variations saisonnières et selon la taille

#### a) *Galeus melastomus*

Le régime alimentaire comprend principalement des Poissons, des Céphalopodes, des Euphausiacés et des Crustacés Décapodes.

Sur les Tableaux I, II et la figure 1 se trouvent, pour chaque groupe de taille les valeurs (coefficient pondéral et coefficient d'occurrence dans les différents groupes de tailles étudiés), des différents groupes de proies importantes tout au long de l'année. En règle générale, les Poissons et les Céphalopodes présentent des valeurs assez élevées en toutes saisons. Les pourcentages en poids des Macrura, Reptantia et Natantia présentent quelques valeurs anormales en hiver et au printemps dues à la présence de proies de grande taille (*Polychaetes typhlops* et *Pasiphaea multidentata*).

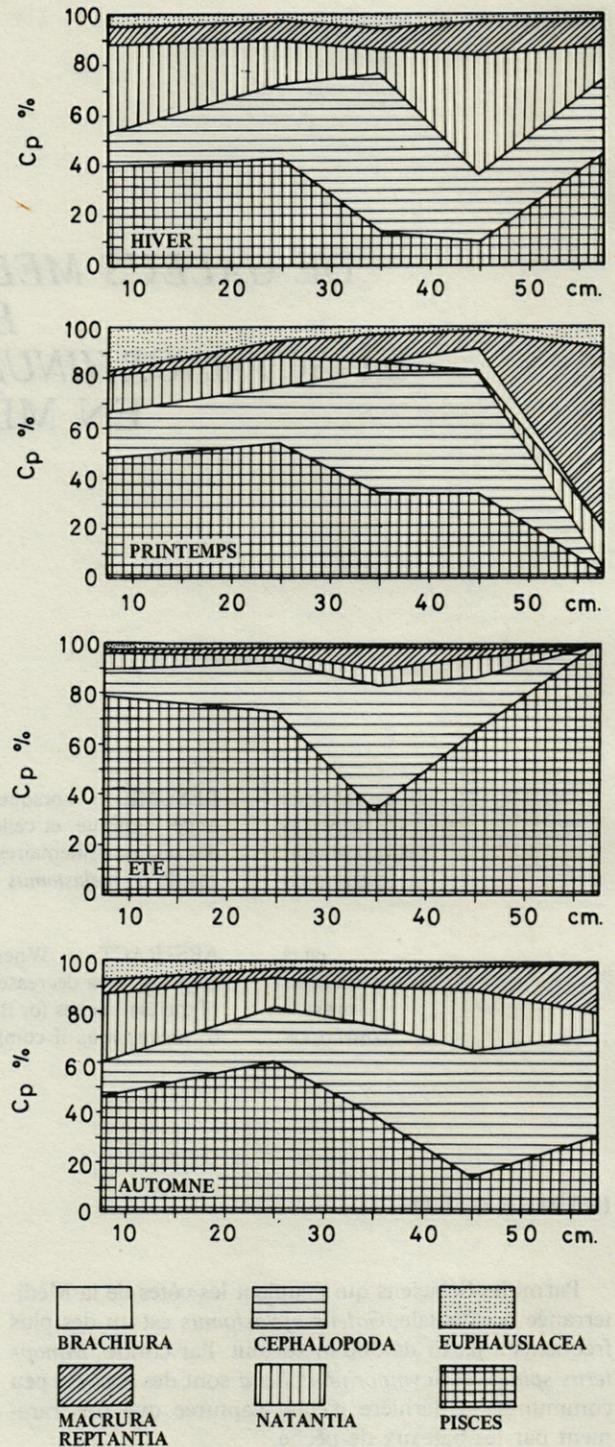


Fig. 1. - Variations des pourcentages en poids en fonction de la taille et des saisons pour *Galeus melastomus*.

Seasonal variations of major taxonomic categories of prey eaten by the different size groups of *Galeus melastomus* by percent of total weight.

On observe une grande similitude des variations saisonnières dans l'abondance des différentes proies du milieu et dans le régime alimentaire. Par exemple, *Meganyctiphanes norvegica* est plus abondant en Méditerranée.

TABLEAU I

Coefficients d'occurrence et pourcentage en poids (entre parenthèses) des espèces identifiées dans les contenus stomacaux de *Galeus melastomus* en fonction de la taille.

Diet composition measured by percent occurrence of preys and by percent of total weight (in parentheses) of *Galeus melastomus* of different size groups.

	10 - 19 cm	20 - 29 cm	30 - 39 cm	40 - 49 cm	50 - 60 cm	10 - 60 cm
<b>Cnidaria</b>						
Hydrozoa	0,2 (0,0)	—	—	—	—	0,1 (0,0)
<b>Mollusca</b>						
<b>Cephalopoda</b>						
<i>Rossia macrosoma</i>	—	0,2 (0,2)	—	—	—	0,1 (0,1)
<i>Ancistrotheuthis lichtensteini</i>	0,2 (0,2)	—	—	—	—	0,1 (0,1)
<i>Abralia veranyi</i>	0,4 (0,2)	0,8 (0,7)	1,6 (1,0)	—	—	0,6 (0,1)
<i>Todarodes sagittatus</i>	0,7 (0,7)	1,0 (0,9)	4,9 (5,1)	6,0 (2,7)	5,0 (2,3)	1,4 (1,4)
<i>Illex coindetii</i>	—	0,2 (0,2)	—	—	—	0,1 (0,1)
Chirotheuthidae	0,2 (0,2)	1,3 (1,3)	3,2 (2,0)	3,0 (2,7)	—	1,1 (1,1)
<i>Sepioloa rondeletti</i>	0,4 (0,4)	1,6 (1,6)	1,6 (1,0)	3,0 (1,3)	—	1,1 (1,1)
<i>Sepietta oweniana</i>	2,2 (2,2)	5,2 (4,5)	24,5 (15,2)	27,2 (14,7)	15,0 (6,9)	6,3 (5,6)
Indéterminables	11,2 (10,2)	14,0 (12,1)	19,6 (17,3)	24,2 (10,7)	45,0 (25,4)	14,4 (13,0)
<b>Pteropoda</b>	—	0,5 (0,0)	—	—	—	0,2 (0,0)
<b>Annelida</b>						
<b>Polychaeta</b>						
Aphroditidae	0,2 (0,0)	—	—	3,0 (0,0)	—	0,2 (0,0)
<i>Nephtys</i> sp.	0,2 (0,0)	—	—	—	—	0,1 (0,0)
Indéterminables	1,9 (0,0)	0,5 (0,0)	—	3,0 (0,0)	—	1,2 (0,0)
<b>Arthropoda</b>						
<b>Isopoda</b>						
Cirolanidae	0,7 (0,0)	0,5 (0,0)	—	—	—	0,5 (0,0)
Munnopsidae	0,2 (0,0)	—	—	—	—	0,1 (0,0)
<b>Amphipoda</b>						
<i>Leucothoe liljeborji</i>	—	0,2 (0,0)	—	—	—	0,1 (0,0)
Gammariens indéterminés	0,9 (0,0)	0,2 (0,0)	—	—	—	0,5 (0,0)
<i>Phronina sedentaria</i>	0,9 (0,0)	2,1 (0,0)	—	—	—	1,3 (0,0)
<i>Vibilia armata</i>	1,4 (0,0)	—	—	3,0 (0,0)	—	0,7 (0,0)
<b>Mysidacea</b>						
<i>Boreomysis megalops</i>	—	—	—	6,0 (0,0)	—	0,2 (0,0)
<b>Euphausiacea</b>						
<i>Meganyciophanes norvegica</i>	44,1 (8,8)	25,5 (3,0)	36,0 (2,0)	45,4 (1,6)	40,0 (1,9)	35,8 (4,7)
<i>Nematoscelis megalops</i>	4,4 (0,1)	4,6 (0,1)	9,8 (0,1)	3,0 (0,0)	—	4,7 (0,2)
<i>N. microps</i>	2,4 (0,0)	0,2 (0,0)	—	—	—	1,2 (0,0)
<i>Euphausia krohnii</i>	0,2 (0,0)	0,5 (0,0)	—	—	—	0,3 (0,0)
<i>Euphausia</i> sp.	0,2 (0,0)	—	—	—	—	0,1 (0,0)
<i>Nyctiophanes couchii</i>	13,2 (0,7)	1,6 (0,0)	—	—	—	6,7 (0,2)
Indéterminables	0,9 (0,0)	1,3 (0,0)	1,6 (0,0)	—	—	1,1 (0,0)
<b>Decapoda</b>						
<i>Solenocera membranacea</i>	0,9 (0,1)	3,2 (0,5)	3,2 (0,3)	—	—	2,0 (0,3)
<i>Alpheus glaber</i>	2,2 (0,6)	3,2 (0,5)	11,4 (1,4)	6,0 (0,4)	5,0 (0,3)	3,4 (0,6)
<i>Pasiphaea sivado</i>	5,6 (4,0)	5,4 (3,0)	—	6,0 (0,7)	5,0 (1,0)	5,1 (2,8)
<i>P. multidentata</i>	1,4 (1,3)	0,8 (1,3)	1,6 (1,7)	21,2 (15,2)	5,0 (3,3)	2,0 (2,8)
<i>Processa mediterranea</i>	3,1 (0,8)	1,6 (0,4)	1,6 (0,2)	—	—	2,2 (0,4)
<i>Philocheas equimulatus</i>	0,2 (0,0)	0,2 (0,0)	—	—	—	0,2 (0,0)
<i>Pontocaris lacazei</i>	0,2 (0,0)	0,5 (0,1)	—	—	—	0,3 (0,1)
<i>Sergestes arcticus</i>	13,9 (3,3)	14,8 (2,5)	26,2 (3,1)	21,2 (1,7)	20,0 (1,3)	15,6 (2,8)
<i>S. cormiculum</i>	0,2 (0,0)	0,2 (0,0)	3,2 (0,3)	—	5,0 (1,0)	0,5 (0,1)
<i>S. vigilax</i>	0,2 (0,0)	—	—	—	—	0,1 (0,0)
<i>Gennadas elegans</i>	0,7 (0,1)	—	—	12,1 (1,0)	5,0 (0,3)	0,9 (0,1)
Natantia non ident.	11,5 (2,7)	7,9 (1,5)	3,2 (0,5)	21,2 (2,7)	20,0 (1,3)	10,1 (1,8)
<i>Calocaris macandreae</i>	12,9 (3,4)	34,8 (7,2)	50,8 (6,5)	81,8 (9,4)	70,0 (8,7)	28,6 (6,4)
<i>Polycheles typhlops</i>	—	—	1,6 (3,4)	—	5,0 (6,9)	0,2 (0,8)
<i>Goneplax rhomboides</i>	0,2 (0,0)	1,6 (0,3)	1,6 (0,2)	—	5,0 (0,3)	1,0 (0,2)
<i>Medaeus couchi</i>	—	0,2 (0,0)	—	3,0 (0,2)	—	0,2 (0,0)
<i>Brachiura</i> non ident.	0,4 (0,1)	1,0 (0,2)	—	—	—	0,6 (0,1)
<b>Chordata</b>						
<b>Pisces</b>						
<i>Gnathopis mystax</i>	—	0,2 (0,5)	—	—	—	0,1 (0,2)
<i>Micromesistius pouassou</i>	0,4 (1,6)	0,2 (0,5)	—	—	5,0 (4,0)	0,4 (0,8)
<i>Phycis blennoides</i>	0,4 (1,3)	1,0 (2,2)	1,6 (2,0)	—	5,0 (4,0)	0,9 (1,5)
<i>Gadiculus argenteus argenteus</i>	0,7 (2,0)	2,4 (5,4)	1,6 (2,0)	3,0 (2,3)	5,0 (4,0)	1,6 (2,4)
<i>Antonogadus megalokynodon</i>	—	1,0 (1,1)	—	—	—	0,4 (0,5)
<i>Epigonus telescopus</i>	0,2 (0,3)	—	—	—	—	0,1 (0,1)
<i>Notoscopeus elongatus elongatus</i>	1,7 (2,5)	1,0 (1,1)	—	3,0 (1,2)	—	1,3 (1,4)
<i>Engraulis encrasicolus</i>	2,6 (4,9)	3,2 (5,0)	—	—	—	2,5 (3,7)
<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	0,2 (0,0)	—	—	—	—	0,1 (0,0)
<i>Stomias boa boa</i>	—	0,8 (0,4)	—	3,0 (0,6)	5,0 (1,0)	0,5 (0,3)
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	1,7 (0,6)	1,9 (0,5)	4,9 (0,8)	6,0 (0,6)	—	2,1 (0,6)
<i>Lampanyctus crocodilus</i>	0,4 (0,1)	—	1,6 (0,2)	—	5,0 (0,3)	0,4 (0,1)
<i>Benthosema glaciale</i>	0,2 (0,1)	0,2 (0,0)	—	—	5,0 (0,7)	0,3 (0,1)
<i>Symbolophorus veranyi</i>	—	0,2 (0,0)	—	—	—	0,1 (0,0)
<i>Diaphus holti</i>	0,4 (0,2)	—	1,6 (0,3)	—	—	0,3 (0,1)
<i>Myctophum punctatum</i>	2,6 (1,9)	1,0 (0,5)	8,1 (2,7)	3,0 (0,6)	10,0 (2,1)	2,5 (1,4)
<i>Maurolucus muelleri</i>	—	0,2 (0,1)	—	—	—	0,1 (0,1)
<i>Chlorophthalmus agassizi</i>	—	0,2 (0,1)	—	—	—	0,1 (0,0)
<i>Ciclothone braueri</i>	0,2 (0,0)	—	—	6,0 (0,0)	—	0,3 (0,0)
<i>Notolepis rissoi</i>	—	0,8 (1,8)	3,2 (3,4)	3,0 (2,3)	—	0,6 (1,3)
Indéterminables	31,3 (43,5)	34,3 (38,2)	34,4 (27,3)	39,3 (26,4)	40,0 (23,4)	33,4 (37,7)
Nombre d'individus	826	571	97	38	27	1559

TABLEAU II

Coefficients d'occurrence et pourcentage en poids (entre parenthèses) des groupes zoologiques ingérés en fonction de la taille et des saisons pour *Galeus melastomus*.

Seasonal variations of major taxonomic categories of prey eaten by the different size groups of *Galeus melastomus*, by percent occurrence of preys and by percent of total weight (in parentheses).

	10-19 cm	20-29 cm	30-39 cm	40-49 cm	50-60 cm
<b>HIVER</b>					
Euphausiacea	21,0 (3,5)	13,1 (1,4)	53,8 (6,0)	68,7 (2,9)	54,5 (3,0)
Natantia	56,4 (31,3)	40,6 (16,2)	30,7 (7,4)	87,5 (45,2)	36,3 (14,4)
Macrura Rept.	25,8 (7,7)	43,7 (9,3)	46,1 (8,6)	93,5 (14,9)	72,7 (8,7)
Brachiura	1,3 (0,1)	2,5 (0,9)	7,6 (1,4)	—	9,0 (0,6)
Cephalopoda	10,8 (18,5)	23,1 (29,6)	53,8 (63,0)	37,5 (27,7)	54,5 (28,9)
Pisces	45,5 (38,9)	34,3 (42,6)	53,8 (13,2)	56,2 (9,0)	81,8 (44,2)
<b>PRINTEMPS</b>					
Euphausiacea	100,0 (17,9)	60,2 (4,7)	35,7 (2,0)	50,0 (1,4)	100,0 (9,1)
Natantia	28,4 (14,7)	34,7 (11,3)	21,4 (2,8)	—	100,0 (18,2)
Macrura Rept.	3,2 (0,9)	32,6 (6,7)	71,4 (13,0)	50,0 (7,6)	100,0 (72,7)
Brachiura	0,5 (0,1)	4,9 (0,8)	—	50,0 (6,9)	—
Cephalopoda	19,1 (17,9)	21,9 (21,4)	50,0 (48,0)	100,0 (48,6)	—
Pisces	32,2 (48,3)	51,0 (54,7)	35,7 (34,2)	50,0 (34,7)	—
<b>ETE</b>					
Euphausiacea	24,4 (1,2)	33,3 (2,2)	60,0 (0,9)	66,6 (1,7)	—
Natantia	26,6 (6,1)	22,2 (2,5)	60,0 (4,2)	50,0 (9,2)	—
Macrura Rept.	13,3 (1,9)	18,5 (2,9)	50,0 (11,3)	66,6 (3,1)	—
Brachiura	—	—	—	—	—
Cephalopoda	20,0 (11,4)	33,3 (19,4)	100,0 (49,3)	66,6 (19,4)	—
Pisces	95,5 (79,2)	100,0 (72,8)	90,0 (34,3)	100,0 (66,7)	100,0 (100,0)
<b>AUTOMNE</b>					
Euphausiacea	39,3 (6,9)	25,0 (2,7)	45,8 (2,7)	16,6 (0,6)	14,2 (0,3)
Natantia	54,5 (27,5)	55,5 (12,2)	75,0 (14,8)	100,0 (23,3)	100,0 (10,2)
Macrura Rept.	9,0 (3,3)	16,6 (2,7)	45,8 (7,2)	75,0 (11,1)	85,7 (19,9)
Brachiura	—	—	—	—	—
Cephalopoda	12,1 (15,4)	36,1 (21,8)	41,6 (36,2)	91,6 (49,6)	100,0 (37,1)
Pisces	33,3 (46,6)	69,4 (60,6)	58,3 (39,1)	58,3 (15,2)	85,7 (32,5)

née occidentale en été et en automne avec un minimum au printemps (Franqueville, 1971). Néanmoins, au cours de l'année étudiée, ce maximum se retrouve dans les contenus stomacaux. Franqueville signale que les variations saisonnières d'autres espèces-proies sont également en rapport avec celles des contenus stomacaux. *Serges-tes arcticus*, par exemple est plus abondant en été et en hiver; *Gennadas elegans* en hiver, *Nematoscellis megalops* au printemps, etc.

Le régime alimentaire du prédateur varie tout au long de sa croissance (Tabl. I). Les adultes capturent des proies moins nombreuses mais plus volumineuses. Cette sélection est plus nette pour les proies de grande taille (*P. multidentata*, *P. typhlops*, *Micromesistius poutassou*, etc.).

L'évolution de l'indice alimentaire (I.A.) indique de façon claire l'importance des différents groupes de proies pendant toute la croissance du prédateur (Lauzanne, 1975) (Fig. 2, Tabl. III).

Les Poissons et les Céphalopodes sont les proies les plus importantes, surtout chez les adultes. Il en est de même pour les Macrura Reptantia. Par contre, les Euphausiacés présentent une relation inverse.

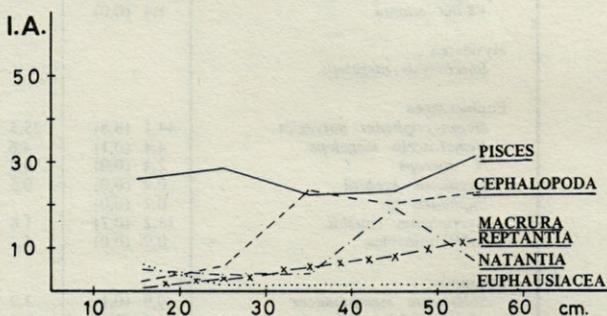


Fig. 2. — Evolution des indices alimentaires des différentes catégories de proies en fonction de la taille pour *Galeus melastomus*.

Nutrition coefficient variations of major taxonomic groups of prey eaten by the different size groups of *Galeus melastomus*.

#### b) *Etmopterus spinax*

Le régime alimentaire, comme celui de l'espèce précédente, comprend surtout des Poissons, Céphalopodes,

TABLEAU III

Indices alimentaires de *Galeus melastomus* en fonction de la taille.  
Nutrition coefficients of *Galeus melastomus* of different size groups.

	10 - 19 cm			20 - 29 cm			30 - 39 cm			40 - 49 cm			50 - 60 cm			10 - 60 cm		
	C.O	Cp	I.A.															
Euphausiacea	65,6	9,6	6,3	32,4	3,1	1,0	47,5	2,1	1,0	48,4	1,6	0,8	40,0	1,9	0,8	50,1	5,1	2,6
Natantia	40,6	12,9	5,2	38,4	9,8	3,8	50,8	7,5	3,8	87,8	21,7	19,1	70,0	8,5	6,0	42,9	11,8	5,1
Macrura Rep.	12,9	3,4	0,4	34,8	7,2	2,5	51,0	9,9	5,0	81,8	9,4	7,7	75,0	15,6	11,7	28,8	7,2	2,1
Cephalopoda	15,6	14,1	2,2	24,7	21,5	5,3	55,7	41,6	23,2	63,6	32,1	20,4	65,0	34,6	22,5	25,4	13,0	3,3
Pisces	44,1	59,0	26,0	49,7	57,4	28,5	57,3	38,7	22,2	66,6	34,0	22,6	80,0	39,5	31,6	49,0	52,2	25,6

Euphausiacés et Crustacés Décapodes, ce qui est en accord avec les observations de Rellini Orsi et Wurtz (1977).

Les Tableaux IV, V (Fig. 3) indiquent les différentes proies rencontrées ainsi que leurs C.O. et leurs Cp suivant les tailles et les saisons. Le Cp des Céphalopodes et des Poissons augmente avec la taille, mais celui des Natantia et des Euphausiacea diminue (Tabl. V, VI, Fig. 3). Au printemps et en automne, les Poissons cons-

tituent la plus grande partie du régime alimentaire et ils sont remplacés par les Céphalopodes durant les autres saisons. En hiver, on obtient des indices plus élevés de Natantia (surtout avec des individus de 20-29 cm); ce fait tient principalement à l'apparition d'importantes quantités de *P. multidentata* dans la nourriture.

Les oscillations dans l'abondance de certaines proies dans les contenus stomacaux sont liées à celles observées dans le milieu (cf. *G. melastomus*).

TABLEAU IV

Coefficients d'occurrence et pourcentage en poids (entre parenthèses) des espèces identifiées dans les contenus stomacaux de *Etmopterus spinax* en fonction de la taille.

Diet composition measured by percent occurrence of preys and by percent of total weight (in parentheses) of *Etmopterus spinax*, of different size groups.

	10 - 19 cm	20 - 29 cm	30 - 39 cm	40 - 49 cm	10 - 49 cm
<b>Mollusca</b>					
<b>Cephalopoda</b>					
<i>Sepietta oweniana</i>	4,8 (2,9)	14,2 (12,9)	11,1 (25,7)	—	8,2 (7,8)
<i>Sepioloa rondeletti</i>	0,9 (0,6)	1,7 (1,2)	—	—	1,1 (0,8)
<i>Todarodes sagittatus</i>	2,8 (1,7)	1,7 (1,2)	—	—	2,3 (1,6)
<i>Rossia macrosoma</i>	0,9 (0,6)	—	—	—	0,5 (0,4)
<i>Abralia veranyi</i>	—	1,7 (1,2)	—	—	1,1 (0,8)
<i>Octopus salutti</i>	0,9 (0,6)	—	—	—	0,5 (0,4)
Chiroteuthidae	0,9 (0,6)	—	11,1 (8,6)	—	1,1 (0,8)
Indéterminables	11,5 (6,9)	21,4 (14,1)	33,3 (25,7)	—	15,8 (11,0)
<b>Arthropoda</b>					
<b>Isopoda</b>					
<b>Cirolanidae</b>	0,9 (0,0)	—	—	—	0,5 (0,0)
<b>Mysidacea</b>					
<i>Boreomysis megalops</i>	0,9 (0,0)	—	—	—	0,5 (0,0)
<b>Euphausiacea</b>					
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	49,0 (7,6)	30,3 (2,3)	—	—	40,0 (5,3)
<i>Nematoscelis megalops</i>	2,8 (0,1)	1,7 (0,0)	—	—	2,3 (0,0)
<i>N. microps</i>	—	1,7 (0,0)	—	—	0,5 (0,0)
<i>Nyctiphanes couchii</i>	3,8 (0,2)	—	—	—	2,3 (0,0)
<i>Euphausia krohnii</i>	0,9 (0,0)	—	—	—	0,5 (0,0)
Indéterminables	2,8 (0,1)	1,7 (0,0)	—	—	2,3 (0,0)
<b>Decapoda</b>					
<i>Pasiphaea sivado</i>	20,1 (9,5)	8,9 (2,9)	11,1 (3,7)	—	15,8 (6,9)
<i>P. multidentata</i>	0,9 (1,2)	12,5 (15,6)	—	—	4,7 (5,9)
<i>Philocheirus equinulatus</i>	0,9 (0,2)	—	—	—	0,5 (0,1)
<i>Alpheus glaber</i>	0,9 (0,2)	—	—	—	0,5 (0,1)
<i>Gennadas elegans</i>	—	1,7 (0,2)	—	—	0,5 (0,1)
<i>Sergestes arcticus</i>	18,2 (2,8)	8,9 (0,9)	—	—	14,1 (1,9)
Natantia non ident.	13,4 (2,3)	8,9 (1,2)	—	100,0 (21,3)	11,7 (1,9)
<i>Calocaris macandreae</i>	0,9 (0,1)	—	—	—	0,5 (0,1)
<b>Chordata</b>					
<b>Pisces</b>					
<i>Gadiculus argenteus argenteus</i>	0,9 (1,4)	1,7 (2,0)	—	—	1,1 (1,6)
<i>Notoscopehus elongatus elongatus</i>	1,9 (1,7)	1,7 (1,3)	—	—	1,7 (1,6)
<i>Myctophum punctatum</i>	0,9 (0,5)	3,5 (1,2)	—	—	1,7 (0,8)
<i>Stomias boa boa</i>	—	1,7 (0,6)	—	—	0,5 (0,2)
<i>Engraulis encrasicolus</i>	2,8 (4,3)	7,1 (7,8)	—	—	4,1 (5,7)
<i>Maurollicus muelleri</i>	0,9 (0,5)	—	—	—	0,5 (0,2)
<i>Notolepis rissoi</i>	1,9 (3,5)	3,5 (4,7)	—	—	2,3 (3,9)
Indéterminables	40,3 (50,1)	32,1 (28,9)	44,4 (36,3)	100,0 (78,7)	38,2 (40,0)
<b>Nombre d'individus</b>	<b>245</b>	<b>86</b>	<b>20</b>	<b>2</b>	<b>353</b>

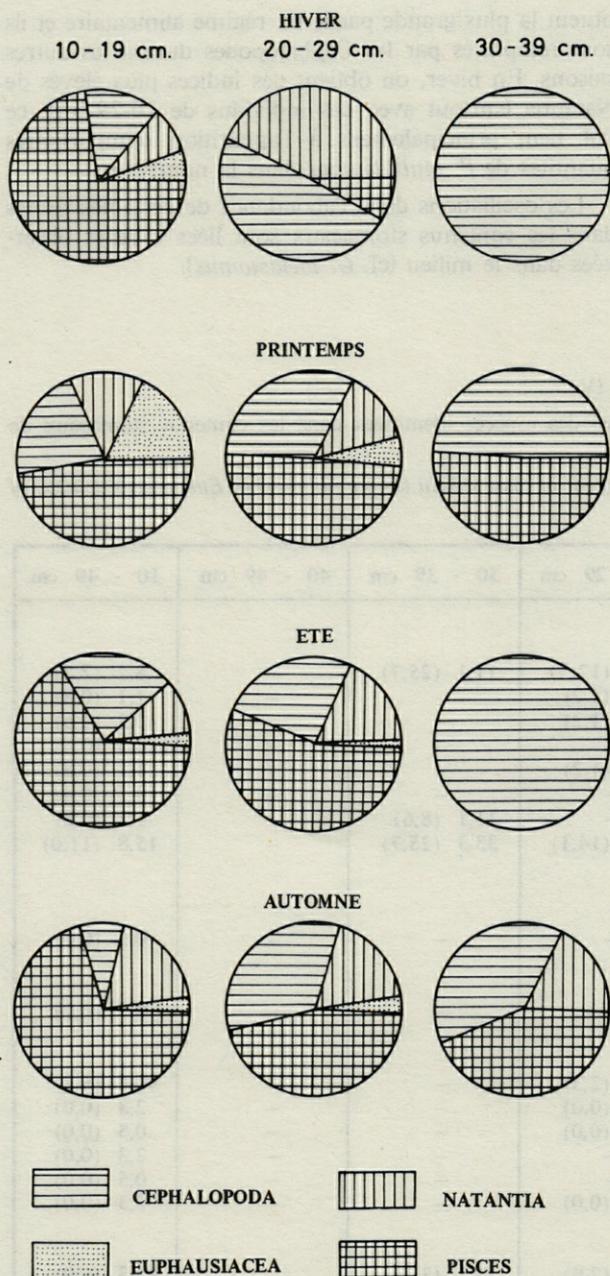


Fig. 3. - Variations des pourcentages en poids en fonction de la taille et des saisons pour *Etmopterus spinax*.

Seasonal variations of major taxonomic categories of prey eaten by the different size groups of *Etmopterus spinax* by percent of total weight.

TABLEAU V

Coefficients d'occurrence et pourcentage en poids (entre parenthèses) des groupes zoologiques ingérés en fonction de la taille et des saisons pour *Etmopterus spinax*.

Seasonal variations of major taxonomic categories of prey eaten by the different size groups of *Etmopterus spinax*, by percent occurrence of preys and by percent of total weight (in parentheses).

	10-19 cm	20-29 cm	30-39 cm
<b>HIVER</b>			
Euphausiacea	36,6 (3,7)	8,3 (0,7)	—
Natantia	60,0 (10,2)	83,3 (46,4)	—
Cephalopoda	16,6 (12,4)	50,0 (43,9)	100,0 (100,0)
Pisces	56,6 (73,0)	0,8 (9,0)	—
<b>PRINTEMPS</b>			
Euphausiacea	97,6 (18,5)	45,8 (3,7)	—
Natantia	40,5 (17,9)	29,2 (12,6)	—
Cephalopoda	19,0 (14,5)	29,2 (31,9)	25,0 (48,6)
Pisces	30,9 (48,8)	58,3 (51,9)	75,0 (51,4)
<b>ETE</b>			
Euphausiacea	23,5 (2,8)	30,0 (1,3)	—
Natantia	52,9 (9,7)	40,0 (16,7)	—
Cephalopoda	47,1 (21,3)	60,0 (26,3)	100,0 (100,0)
Pisces	76,4 (66,9)	80,0 (55,8)	—
<b>AUTOMNE</b>			
Euphausiacea	40,0 (3,4)	55,5 (4,5)	—
Natantia	80,0 (16,5)	22,2 (15,3)	50,0 (17,2)
Cephalopoda	20,0 (8,5)	44,4 (34,0)	50,0 (40,3)
Pisces	66,6 (71,5)	55,5 (46,1)	50,0 (42,5)

Figure 4 et Tableau VI, on peut observer les valeurs de I.A. des proies les plus importantes d'après leur taille (tailles comprises entre 40-50 cm éliminées, car trop peu représentées). On observe une très nette diminution des Euphausiacea et des Poissons et une augmentation parallèle des Céphalopodes.

### c) *Scymnorhinus licha*

Leur nourriture se compose surtout de Poissons, de Décapodes Natantia et, en quantité moindre, de Céphalopodes.

TABLEAU VI

Indices alimentaires d'*Etmopterus spinax* en fonction de la taille.  
Nutrition coefficients of *Etmopterus spinax* of different size groups.

	10 - 19 cm			20 - 29 cm			30 - 39 cm			10 - 39 cm		
	C.O	Cp	I.A.									
Euphausiacea	59,6	8,0	4,8	35,7	2,3	0,8	—	—	—	48,2	5,3	2,6
Natantia	53,8	16,2	13,0	41,0	20,8	9,5	11,1	3,7	0,4	48,2	17,0	8,2
Cephalopoda	23,1	13,9	3,2	41,0	30,6	12,6	55,5	60,0	33,3	31,1	23,6	7,3
Pisces	50,9	62,0	31,6	51,7	46,5	24,0	44,4	36,3	16,1	51,1	54,0	27,6

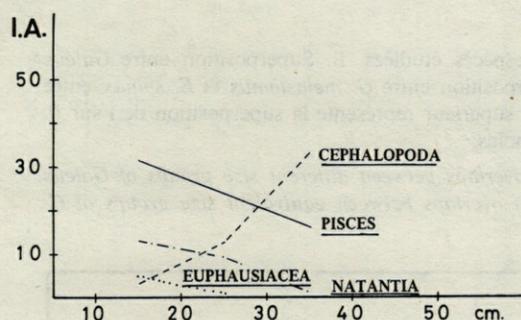


Fig. 4. — Evolution des indices alimentaires des différentes catégories de proies en fonction de la taille pour *Etmopterus spinax*.

Nutrition coefficient variations of major taxonomic groups of prey eaten by the different size groups of *Etmopterus spinax*.

TABLEAU VII

Coefficients d'occurrence et pourcentage en poids (entre parenthèses) des espèces identifiées dans les contenus stomacaux pour *Scymnorhinus licha*.

Diet composition measured by percent occurrence of preys and by percent of total weight (in parentheses) of *Scymnorhinus licha*.

	32 - 1008 cm
<b>Mollusca</b>	
Cephalopoda	
Chiroteuthidae	5,2 (1,7)
Indéterminables	10,5 (3,5)
<b>Arthropoda</b>	
Decapoda	
<i>Sergestes arcticus</i>	5,2 (0,2)
<i>Aristeus antennatus</i>	15,7 (7,8)
<i>Pasiphaea multidentata</i>	5,2 (2,1)
<i>Pleisonika martia</i>	5,2 (1,7)
Natantia non ident.	10,5 (2,8)
<b>Chordata</b>	
Pisces	
<i>Galeus melastomus</i>	15,7 (7,3)
<i>Etmopterus spinax</i>	5,2 (7,0)
<i>Hymenocephalus italicus</i>	5,2 (3,5)
<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	21,0 (24,3)
<i>Phycis blennoides</i>	15,7 (10,5)
<i>Notoscopeus elongatus elongatus</i>	31,5 (22,0)
Nombre d'individus	31

lopodes (Tabl. VII). Fréquemment, et surtout si les proies sont très volumineuses (*Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *G. melastomus*, etc.), elles sont ingérées en partie seulement, ce qui coïncide avec les observations de Wheeler, 1969).

## 2. Variations saisonnières du coefficient de réplétion

Tableau VIII on observe les différentes valeurs du C.R. pour *G. melastomus* et *E. spinax* tout au long de la

période étudiée. Ces coefficients sont généralement assez élevés, particulièrement pour *G. melastomus*. Le régime de cette espèce semble peu influencé par les variations saisonnières des proies.

TABLEAU VIII

Variation du coefficient de réplétion en fonction des saisons. Seasonal variations of repletion index.

	Hiver	Printemps	Été	Automne
<i>Galeus melastomus</i>	92,0	94,4	97,1	95,1
<i>Etmopterus spinax</i>	65,3	77,8	82,7	81,6

Capape et Zaouali (1976) donnent des résultats similaires pour *G. melastomus*. *E. spinax* présente des valeurs élevées avec un minimum hivernal.

## 3. Chevauchement des régimes alimentaires

L'indice de chevauchement de Levins (1968) a été utilisé ici. May (1975) pense que pour une étude de niches, les formules de Levins sont plus adéquates et il propose une série de relations biologiques et mathématiques très intéressantes. Les formules sont les suivantes :

— largeur de la niche de l'espèce *i* :

$$\beta_i = 1 / \sum_{h=1}^s (P_{ih})^2$$

— chevauchement des niches des espèces *i* et *j* :

$$\alpha_{ij} = \sum_{h=1}^s P_{ih} \cdot p_{jh} / \sum_{h=1}^s (P_{ih})^2$$

$\alpha_{ij}$  traduit le chevauchement de l'espèce *j* avec l'espèce *i*;  $P_{ih}$  ( $h=1, \dots, s$ ) est la proportion d'une proie déterminée dans le régime de l'espèce *j*.

La valeur de  $\alpha$  va de 0 quand le chevauchement est nul, à 1 quand il est total, et peut être même supérieure à 1 si l'amplitude des niches des deux espèces est différente; on considère qu'un chevauchement est insignifiant lorsqu'il est inférieur à 0,3 et important s'il est supérieur à 0,7. Si la dimension des niches est différente, l'indice de chevauchement de *i* sur *j* peut être différent de celui de *j* sur *i* : la superposition d'un prédateur généraliste sur un spécialiste est ainsi plus élevée que sa réciproque (Cody, 1974).

$\beta_i$  est maximum quand « *i* » ne fait pas de discriminations entre les différentes proies; on a alors la niche la plus ample possible (Colwell et Futuyma, 1971).

Afin de standardiser toutes les comparaisons de régimes, on a considéré l'ensemble de proies suivant :

Cnidaria	Euphausiacea
Cephalopoda	Natantia (pélagiques)
Pteropoda	Natantia (benthiques)
Polychaeta	Macrura Reptantia
Isopoda	Brachiura
Amphipoda	Pisces (pélagiques)
Mysidacea	Pisces (benthiques)

TABLEAU IX

Indices de superposition des régimes alimentaires. A. Les trois espèces étudiées. B. Superposition entre *Galeus melastomus* et *Etmopterus spinax* en fonction de la taille. C. Superposition entre *G. melastomus* et *E. spinax* entre groupes de tailles équivalentes en fonction des saisons. (Le nombre supérieur représente la superposition de i sur j). Les indices de superposition ont été calculés par pourcentages en poids.

Diet overlap values (Levins index). A. The three species. B. Diet overlaps between different size groups of *Galeus melastomus* and *Etmopterus spinax*. C. Seasonal variations in diet overlaps between equivalent size groups of *G. melastomus* and *E. spinax*.

		i				
		<i>G. melastomus</i>			<i>E. spinax</i>	
A	j	<i>E. spinax</i>	1.15 0.83			
	<i>S. licha</i>		0.66 0.34			0.41 0.29
		i				
		10 - 19 cm	20 - 29 cm	30 - 39 cm	40 - 49 cm	50 - 60 cm
B	j	10 - 19 cm	1.40 0.67	1.30 0.62	0.91 0.61	1.07 0.67
	20 - 29 cm		1.24 0.72	1.24 0.71	0.98 0.81	1.11 0.84
	30 - 39 cm		1.14 0.47	1.30 0.53	1.25 0.74	1.19 0.66
	40 - 49 cm				1.25 0.74	1.19 0.66
		i				
		10 - 19 cm	20 - 29 cm	30 - 39 cm		
C	j	Hiver	1.31 0.59	0.77 0.49	1.46 0.63	
	Printemps		1.04 0.95	1.17 0.79	0.77 0.52	
	Été		0.97 0.99	0.93 1.0	1.32 0.49	
	Automne		1.26 0.71	0.85 1.06	1.09 0.89	
	Hiver				1.09 0.89	

Le Tableau IX A montre les chevauchements des régimes des trois espèces étudiées. Les plus importants sont ceux de *G. melastomus* sur *E. spinax* qui restent, de façon générale, très élevés tout au long de l'année pour tous les groupes de taille (Tabl. IX B-C). Les indices de chevauchement de *E. spinax* sur *G. melastomus* sont évidemment plus faibles. Le groupe de tailles de *E. spinax* possédant le chevauchement le plus important sur *G. melastomus* est celui de 20-30 cm en raison de l'importance relative des grosses proies (Poissons et Céphalopodes). D'autre part, en hiver, le chevauchement de *E. spinax* sur *G. melastomus* est encore inférieur à celui des autres saisons.

*G. melastomus* est ici l'espèce étudiée la plus généraliste, c'est pourquoi les indices de celle-ci sur les autres espèces sont supérieurs à ses réciproques.

## DISCUSSION

Le coefficient d'occurrence donne une bonne idée des préférences alimentaires des Poissons, il peut même donner des renseignements sur la durée de leur séjour dans un habitat déterminé (Zaret et Rand, 1971).

Si l'on considère les résultats obtenus, on peut en déduire que *G. melastomus* est une espèce aux habitudes benthopélagiques car elle capture souvent des espèces benthiques (*Calocaris macandreae*, *Alpheus glaber*, etc.), et pélagiques (*M. norvegica*, *N. megalops*, etc.). Mais comme ces dernières se caractérisent par une distribution verticale très variable, il est possible qu'elles soient capturées près du fond.

*E. spinax* a principalement un régime bathypéla-

gique, et si parfois il se nourrit d'espèces benthiques, les coefficients d'occurrence de ces espèces sont néanmoins très bas (par ex. *C. macandreae*).

Springer (1967) suggère que les petits Sélaciens ont tendance à se nourrir en groupes. Il trouve que les mandibules des Céphalopodes dont se nourrit *Etmopterus virens* correspondent à des exemplaires trop gros pour la taille du prédateur; il en déduit que *E. virens* attaque par groupes pour capturer de grandes proies qu'ils dépècent. Bigelow et Schroeder (1953) observent chez *Squalus acanthias* un comportement semblable. Chez *E. spinax* nous avons trouvé aussi des morceaux de proies (Céphalopodes et Poissons surtout) appartenant à des individus trop gros pour le prédateur. D'autre part, *E. spinax*, comme la plupart des espèces de ce genre, possède des organes lumineux sur la peau qui lui serviraient, d'après Springer, à s'identifier et se maintenir en groupes. Dans les exemplaires de *G. melastomus* de moins de 20 cm on a rencontré quelques restes de proies très volumineuses, mais plus rarement chez *E. spinax*.

D'après les espèces qui apparaissent dans sa nourriture, *S. licha* a un habitat benthopélagique. Son foie est assez grand (19-21% du poids total), ce qui lui permet, comme à tous les Sélaciens présentant la même caractéristique, de rester sans nourriture pendant de longues périodes (Springer, 1967). Cette autonomie revêt une grande importance chez les espèces solitaires comme *S. licha*, car chez les Sélaciens, la quantité de nourriture augmente avec le nombre d'individus. C'est ainsi que chez les espèces qui forment des groupes plus nombreux, comme *G. melastomus* et *E. spinax*, le foie est beaucoup plus petit (8-10% du poids total).

La superposition entre les régimes de *G. melastomus* et *E. spinax* est très importante, comme on l'a déjà signalé dans les différents groupes de tailles, et tout au long de l'année. Il existe de nombreux travaux étudiant les chevauchements écologiques d'espèces qui cohabitent (MacArthur et Levins, 1967; Levins, 1968; Pianka, 1969; Keast, 1978). La plupart des auteurs ne calculent que deux paramètres parmi le plus grand nombre qui peuvent traduire l'interaction entre les espèces. En plus de l'alimentation, on envisage habituellement un autre paramètre, l'habitat. Si l'on considère à la fois le régime alimentaire et l'habitat, on a une image plus exacte des niches des espèces, et de leur chevauchement éventuel. Assez généralement, l'isolement écologique d'après l'habitat est plus net que celui d'après le régime alimentaire (Werner et Hall, 1976; Werner, 1977).

Dans notre cas, ces observations sur l'habitat ne pouvaient se faire sans l'aide de moyens électroniques et photographiques dont nous ne disposons pas. On peut déduire du régime alimentaire lui-même, quelques indications sur l'habitat, mais ces indications approximatives ne peuvent servir de base de calcul. *G. melastomus* a un régime dans lequel dominant des proies typiquement benthiques et vivant même enfouies au fond (ex. *C. macandreae*, Buchanan, 1963; Carpine, 1970), ce qui nous amène à supposer que *G. melastomus* vit près du

fond ou que, du moins, il y descend fort souvent. *E. spinax* a un régime dans lequel ce type de proies est pratiquement absent, ce qui semble indiquer qu'il vit à moindre profondeur. Ces différences possibles dans la distribution verticale (dans l'horizontale elles sont pratiquement nulles), si elles étaient confirmées, diminueraient considérablement le chevauchement écologique de ces deux prédateurs.

## BIBLIOGRAPHIE

- BIGELOW, H.B. and W.C. SCHROEDER, 1953. Fishes of the Gulf of Maine. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish Bull.*, **53** : 1-577.
- BUCHANAN, J.B., 1963. The biology of *Calocaris macandreae* (Crustacea : Thalassinidae). *J. Mar. biol. Assoc. U.K.*, **43** (3) : 729-747.
- CAPAPE, C. et J. ZAOUALI, 1976. Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. V. - *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810. Régime alimentaire. *Arch. Inst. Pasteur, Tunis*, **53** (3) : 281-292.
- CARPINE, C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale. *Mém. Inst. océanogr.* (Monaco), **3** : 1-146.
- CLARKE, M., 1962. The identification of Cephalopod beaks and the relationships between beak size and total body weight. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, **8** (10) : 421-480.
- CODY, M.L., 1974. Competition et structure of bird communities Princeton, Princeton University Press, 318 p.
- COLWELL, R.K. and D.J. FUTUYMA, 1971. On the measurements of niche breadth and overlap. *Ecology*, **52** (4) : 567-576.
- FRANQUEVILLE, C., 1971. Macroplancton profond (Invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Téthys*, **3** (1) : 11-56.
- HICKLING, C., 1933. The natural history of the hake. Part 4. Age determination and growth rate. *Fishery Invest. Lond.*, Ser 2, **13** (2) : 120 p.
- HUREAU, J.C., 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nothoteniidae). *Bull. Inst. océanogr.* (Monaco), **68** (1391) : 244 p.
- HYNES, H.B.N., 1950. The food of the freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, **19** : 36-58.
- KEAST, A., 1978. Feeding interrelations between age-group of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and comparisons with bluegill (*L. macrochirus*). *J. Fish. Res. Board Can.*, **35** (1) : 12-27.
- LAUZANNE, L., 1975. Régimes alimentaires d'*Hydrocyon forskalii* (Pisces : Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. *Cah. O.R.S.T.O.M., ser. Hydrobiol.*, **9** (2) : 105-121.
- LEVINS, R., 1968. Evolution in changing environments. Princeton, Princeton University Press, 120 p.
- MACARTHUR, R.H. and R. LEVINS, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of existing species. *Am. Nat.*, **101** : 377-385.
- MAY, R.H., 1975. Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology*, **56** : 737-741.
- PIANKA, E.R., 1969. Sympatry of desert lizards (Ctenotus) in Western Australia. *Ecology*, **50** : 1012-1030.
- PILLAY, T.V.R., 1952. A critic of methods of study of food of fishes. *J. zool. Soc. India*, **4** (2) : 185-200.



## CROISSANCE ET CYCLE REPRODUCTEUR DU CRUSTACÉ ISOPODE ONISCOÏDE *ELUMA PURPURASCENS* BUDDE-LUND

Etude dans la nature et au laboratoire,  
sous différentes conditions  
de température et de photopériode,  
d'une population du centre-ouest de la France

Pierre JUCHAULT, Jean-Pierre MOCQUARD,  
Nicole BOUGRIER et Gilbert BESSE

Laboratoire de Biologie animale « Physiologie et Génétique des Crustacés »  
E.R.A. C.N.R.S. n° 230, Faculté des Sciences  
40, av. du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cédex

CROISSANCE  
PÉRIODE  
DE REPRODUCTION  
PHOTOPÉRIODE  
CRUSTACÉS  
ONISCOÏDES

**RÉSUMÉ.** – Dans la population poitevine d'*Eluma purpurascens*, la reproduction a lieu, dans la nature, en juin et juillet. Les femelles – qui n'ont qu'une portée par an – ne sont gestantes pour la première fois qu'à l'âge de deux ans. Les jeunes individus élevés au laboratoire à 20 °C, en photopériode naturelle, ont une croissance accélérée et les femelles se reproduisent à l'âge de un an. Par ailleurs, les longues photophases accélèrent la maturation ovarienne et, de plus, provoquent un allongement de la période de reproduction en induisant généralement deux pontes successives. Ces résultats sont discutés en relation avec la répartition géographique de cette espèce.

GROWTH  
BREEDING PERIOD  
PHOTOPERIOD  
CRUSTACEA  
ONISCOÏDEA

**ABSTRACT.** – In the Poitiers population of *Eluma purpurascens*, breeding takes place, in its natural environment, in June and July. The females – which reproduce only once a year – are not ovigerous before the age of 2 years. The young animals kept in the laboratory at 20 °C, in natural photoperiod, have an accelerated growth, and the females are ovigerous at the age of one year. Moreover, long daylengths accelerate ovarian maturity, and also result in longer breeding periods by inducing two successive broods. The results are discussed in relation to the geographical distribution of this species.

Les travaux consacrés à l'étude du cycle reproducteur annuel dans les populations naturelles d'Oniscoïdes n'ont, jusqu'ici, que très peu retenu l'attention des chercheurs. Vandel (1960-1962), dans la *Faune de France* des Isopodes terrestres a mentionné, pour plusieurs espèces, les mois pendant lesquels des femelles ovigères avaient été récoltées et, parfois, le nombre annuel de portées de ces femelles. Amanieu (1965) a étudié, à Arcachon, le cycle reproducteur annuel d'une population maritime de *Porcellio scaber*; Besse et coll. (1975)

ont décrit le cycle de reproduction et les variations saisonnières de la biomasse d'une population charentaise de *Ligia oceanica*. Par ailleurs, Radu et Tomescu (1971), puis Tomescu (1972, 1973, 1974), ont étudié, en Roumanie, le cycle reproducteur de diverses espèces d'Oniscoïdes : *Ligidium hypnorum*, *Trichoniscus pusillus*, *Porcellium conspersum*, *Trachelipus balticus* et *Protracheoniscus politus*. Enfin Lawlor (1976) a étudié, en Californie, la croissance et la reproduction d'une population d'*Armadillidium vulgare*. Tous ces travaux ont montré

que, chez ces espèces des régions tempérées de l'hémisphère nord, la reproduction se déroule entre le début de mars et la fin de septembre et même, dans certains cas, peut être limitée à une période allant de mai à juillet. Selon les espèces et, pour une même espèce, selon l'âge des femelles, le nombre de portées varie de 1 à 4.

Depuis quelques années, nous avons entrepris l'étude de l'action des facteurs externes (température et photopériode) sur le déroulement de la reproduction des femelles des Oniscoïdes supérieurs (*Porcellio dilatatus* et *Armadillidium vulgare* (Mocquard et coll., 1976, 1978 et résultats inédits). Ces études ont montré que les cycles reproducteurs étaient synchronisés avec les cycles saisonniers, en particulier avec celui de la photophase : la sortie de l'état de repos est accélérée par une température élevée et une photophase longue, alors que l'entrée en repos est commandée par une photophase décroissante. Il nous a donc paru intéressant de comparer le cycle reproducteur d'un Oniscoïde, dans la nature et au laboratoire, dans différentes conditions de température et de photopériode. Nous avons également été amenés à comparer la croissance de jeunes individus, dans la nature et au laboratoire.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Espèce étudiée

Pour effectuer cette étude, nous avons choisi un Armadillidiidae appartenant à la sous famille des Eluminae, *Eluma purpurascens*. Outre le fait que l'on ignore pratiquement tout sur sa reproduction, nous avons choisi cette espèce en raison de son abondance dans certains bois de châtaigniers, du Poitou. De plus, cet animal présente la particularité d'offrir un œil régressé, composé d'une seule ommatidie ce qui constitue un fait intéressant pour des comparaisons futures avec des espèces à structure oculaire plus développée. D'après Vandel (1962), le centre originel de répartition d'*Eluma purpurascens* serait représenté par les régions montagneuses du Portugal et du sud de l'Espagne. Actuellement, cette espèce est principalement localisée sur la face atlantique de l'Europe occidentale : Angleterre (Harding, 1976), Irlande, France, Portugal, Espagne ; elle a également été rencontrée au Maroc et en Algérie occidentale où elle mène actuellement une vie cavernicole ; sa présence aux Açores, Canaries et Madère serait, d'après Vandel (1972), le fait des colonisateurs portugais et espagnols.

En France, c'est une espèce forestière. La population que nous avons étudiée habite les bois de châtaigniers de la région de Sevreuil (Bois de Pillac, Deux-Sèvres).

### 2. Plan expérimental

Douze prélèvements ont été effectués dans cette population durant les 16 mois d'observation, de novembre

1976 à février 1978. Chaque prélèvement a consisté à capturer sur place les individus localisés à la surface du sol, sous les feuilles mortes, puis à rechercher, au laboratoire, les individus cachés sur les feuilles et dans la terre.

Chaque individu, mâle, femelle ou indifférencié a été pesé le lendemain de la récolte. Chez cette espèce, le sexe est discernable lorsque les animaux atteignent une masse de 2,5 à 3 mg. Afin de caractériser de façon précise l'apparition et la durée de la période de reproduction, nous avons noté pour chaque femelle l'absence, ou la présence, d'un marsupium renfermant des embryons ou les ayant libérés.

La plupart des individus capturés lors des deux premières récoltes ont été mis en élevage au laboratoire dans les différentes conditions mentionnées ci-dessous :

20 °C et photopériode naturelle avec lumière atténuée (20° PN)

20 °C et 18 heures de photophase (20° LD 18 : 6)

20 °C et 6 heures de photophase (20° LD 6 : 18)

25 °C et 18 heures de photophase (25° LD 18 : 6)

15 °C et 18 heures de photophase (15° LD 18 : 6)

15 °C et 6 heures de photophase (15° LD 6 : 18)

Le milieu de la photophase coïncide, dans tous les cas, avec midi en temps solaire local.

Selon l'étude envisagée, les individus ont été élevés au Laboratoire, soit isolés, soit en couple. A ce sujet, nous avons pu constater que chez cette espèce, comme chez les Armadillidiidae plus évolués, une femelle vierge isolée est capable d'effectuer une mue parturienne suivie d'une ponte normale ; dans ce cas, les œufs, non fécondés, ne peuvent évidemment se développer. Les récipients d'élevage sont constitués par des boîtes cylindriques en plastique transparent de 8 cm de diamètre et de 5 cm de hauteur. Les animaux sont élevés sur de la terre et nourris avec des feuilles mortes et de la salade.

### 3. Traitement statistique des données

Les calculs portant sur les masses des animaux ont été effectués sur les logarithmes népériens des données initiales exprimées en mg.

## ÉVOLUTION ANNUELLE DE LA POPULATION NATURELLE : CROISSANCE ET REPRODUCTION

Les résultats des différentes récoltes sont présentés dans le Tableau I et l'évolution annuelle de la population naturelle a été résumée dans la figure 1. La répartition des masses des individus sexués nous a conduits à distinguer, à certaines périodes de l'année, deux groupes nettement tranchés de mâles et de femelles. Les femelles du 2<sup>e</sup> groupe (celles qui présentent la masse la plus

élevée) ont été elles-mêmes subdivisées en femelles en repos sexuel, femelles gravides et femelles possédant encore un marsupium, mais ayant mis bas.

Ces résultats montrent que, dans le sud des Deux-Sèvres, la période de reproduction d'*E. purpurascens* débute en juin; à la mi-juillet, toutes les femelles sont gravides et la mise bas a lieu fin juillet - début août. La mue post-parturielle, qui suit cette mise bas, intervient fin août - début septembre; c'est une mue normale. Il en résulte que la période de reproduction d'*E. purpurascens* est très limitée dans l'année (de juin à août) et que les femelles n'ont qu'une seule ponte durant cette période. C'est en septembre que sont récoltés les premiers jeunes de l'année. On peut donc, en remontant au prélèvement de novembre 1976, identifier le groupe des indifférenciés comme les représentants des jeunes nés en été 1976. Il

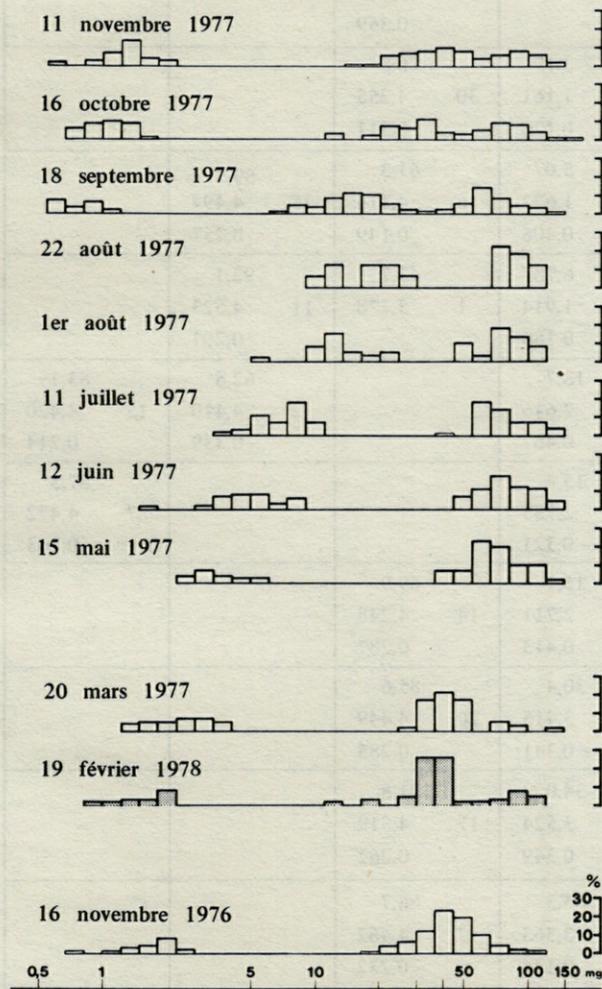


Fig. 1. - Evolution annuelle de la population d'*Eluma purpurascens* : répartition des individus en fonction de la masse (intervalle de classe : 0,2 unité logarithmique). L'histogramme du 19 février 1978 (figuré différent) a été placé entre les deux histogrammes représentatifs de l'hiver 1976-1977; on peut constater la stabilité de la distribution d'une année à l'autre.

*Animal evolution of the Eluma purpurens population : distribution according to the mass.*

est possible de suivre, pendant toute l'année, le devenir de ces individus dont la masse reste nettement distincte de celle de la génération précédente. On voit alors que ces animaux ne se reproduiront pas en 1977. En effet, les plus grands d'entre eux n'atteindront la masse minimale observée chez une femelle gravide (25 mg environ pour les femelles élevées au Laboratoire, voir plus loin) qu'en septembre, c'est-à-dire au moment où la période de reproduction vient de s'achever. Il faut donc en conclure que la reproduction observée en 1977 a été assurée par des animaux nés au plus tard en 1975. Il en résulte qu'à la fin de l'été, la population étudiée comporte essentiellement 3 classes d'individus :

- des jeunes nés au cours de l'été,
- des mâles et des femelles âgés d'un an, mais qui ne se sont pas encore reproduits,
- des mâles et des femelles âgés de 2 ans et qui viennent de se reproduire.

La présence de très gros individus (masse maximale observée : 114 mg chez les mâles, 165 mg chez les femelles) semble montrer l'existence d'une 4<sup>e</sup> classe, âgée de 3 ans, ou plus. L'importance numérique de cette classe d'individus varie d'une année à l'autre, comme semble l'indiquer l'étude comparée des prélèvements de novembre 1976 et 1977. La rareté relative des gros animaux dans la récolte de novembre 1976 pourrait être en relation avec la sécheresse et la chaleur exceptionnelle de cette année. Les conditions particulières ont vraisemblablement accéléré le vieillissement des animaux. Il est d'ailleurs à remarquer que la génération 1976 offrait en novembre (à l'âge de 3 mois) une masse moyenne supérieure à celle qu'a atteint, au même âge, la génération 1977 (Tabl. I).

On peut résumer comme suit la croissance pondérale : les individus pèsent à la naissance environ : 0,40 mg; pendant l'automne et l'hiver ils croissent lentement et atteignent en moyenne : 1,5 mg à la fin de l'année et 2 à 2,5 mg au printemps; leur croissance s'accélère avec l'augmentation de la température, et leur masse est généralement comprise entre 12 et 13 mg en début d'août, à l'âge de 1 an. Cette croissance se ralentit à nouveau en automne et s'arrête pratiquement durant l'hiver; au début du 2<sup>e</sup> printemps, leur masse est en moyenne de 40 mg; à l'âge de 2 ans, en août, ils peuvent atteindre 70 à 80 mg et les femelles se mettent alors à se reproduire.

#### ÉTUDE DE LA CROISSANCE PONDÉRALE AU LABORATOIRE, SOUS DIFFÉRENTES CONDITIONS DE TEMPÉRATURE ET DE PHOTOPÉRIODE

Les individus indifférenciés récoltés en novembre 1976 dans la nature (individus nés durant l'été 1975) ont été élevés isolément au laboratoire, dans une salle soumise à la photopériode naturelle et dont la température a

TABLEAU I

Evolution, dans la nature, de la masse des individus appartenant à différentes générations. Dans chaque case : à gauche, effectif ; à droite, successivement, masse moyenne, logarithme de cette masse et écart-type (unité logarithmique).

\* La récolte du 22-01-77 a été effectuée dans un lieu situé à environ 1 km de la station étudiée ; il n'en a pas été tenu compte dans la réalisation de la figure 1.

Mass evolution, in the nature, of animals belonging to different generations.

Date du prélèvement	individus indifférenciés	♂ nés en 1976	♂ nés en 1975	♀ nées en 1976	♀ en repos nées en 1975	♀ gravides nées en 1975	♀ ayant mis bas nées en 1975
16.11.76	36 1,77 0,569 0,242		65 38,5 3,650 0,325		86 45,8 3,825 0,308		
22.01.77*	25 1,92 0,652 0,193		29 21,7 3,079 0,230		20 23,7 3,164 0,294		
20.03.77	15 2,31 0,836 0,328		14 39,8 3,684 0,278		14 49,9 3,911 0,359		
15.05.77		7 3,85 1,349 0,336	24 69,1 4,235 0,288	8 3,19 1,161 0,176	30 70,5 4,255 0,311		
12.06.77		11 4,58 1,522 0,373	7 64,4 4,164 0,190	12 5,07 1,623 0,406	6 61,3 4,116 0,149	25 89,5 4,494 0,257	
11.07.77		11 6,88 1,928 0,343	11 67,2 4,207 0,134	10 6,78 1,914 0,186	1 43,7 3,778	11 92,1 4,523 0,291	
01.08.77		7 12,2 2,504 0,194	7 64,7 4,170 0,190	8 13,7 2,616 0,467		2 62,8 4,410 0,339	15 83,1 4,420 0,214
22.08.77		4 17,3 2,841 0,342	2 72,9 4,290 0,041	4 15,4 2,733 0,321			7 87,5 4,472 0,163
18.09.77	14 0,76 -0,276 0,236	19 15,7 2,751 0,373	12 70,0 4,248 0,210	17 15,1 2,711 0,413	14 69,9 4,248 0,287		
16.10.77	50 1,03 0,028 0,250	27 26,7 3,281 0,353	19 8,3 4,398 0,162	24 30,4 3,415 0,341	20 85,6 4,449 0,285		
11.11.77	38 1,28 0,246 0,260	22 32,2 3,473 0,247	8 76,4 4,337 0,129	24 34,0 3,524 0,349	17 91,8 4,519 0,267		
19.02.78	7 1,56 0,446 0,322	14 32,2 0,471 0,381		12 35,3 3,565 0,144	7 86,7 4,462 0,232		

été maintenue constante pendant plus d'un an à 20 °C ± 1 °C. Quelques élevages comparables – mais dont la durée a été limitée à 5 mois – ont également été réalisés à 20 °C et 25 °C, dans des salles soumises à une photopériode artificielle constante LD 18 : 6. Tous ces

animaux ont été régulièrement suivis, chaque exuviation a été observée et la masse des individus a été vérifiée avant et après chaque exuviation. Les individus indifférenciés ayant évolué en mâles ou femelles, les résultats obtenus ont été classés en fonction du sexe acquis par

l'animal (Tabl. II). Nous avons également rappelé dans ce tableau les résultats concernant la croissance dans la nature d'animaux tout à fait comparables à ceux mis en élevage au laboratoire.

Les résultats montrent que la croissance est fortement accélérée lorsque les animaux sont élevés au laboratoire, en particulier à 20 °C en photopériode naturelle. Chez ces derniers, après un an d'élevage, la masse moyenne est de 116 mg pour les femelles et de 81 mg pour les mâles alors que, dans la nature, les animaux de même âge atteignent respectivement 34 et 32 mg. Un examen plus précis de la croissance de ces animaux, en faisant une étude du gain de masse avant et après chaque exuviation, permet de préciser les modalités de la croissance pondérale des deux sexes. Alors que la durée de l'intermue est comparable chez les mâles et les femelles, on constate, par contre, que le taux de croissance des mâles diminue par rapport à celui des femelles à partir d'une masse de l'ordre de 30 mg. Ce changement, qui a commencé à se manifester en mars dans nos élevages, affecte aussi bien le gain de masse durant l'intermue que celui au moment de l'exuviation.

Les résultats des élevages effectués à 20 °C et 25 °C avec LD 18 : 6, bien que poursuivis pendant une période plus courte, montrent que la croissance de ces animaux est également nettement plus forte que celle des animaux de la nature. Elle est cependant moins importante que celle des individus élevés à 20 °C en

photopériode naturelle (différence significative au niveau 1%). Ignorant le taux de croissance des individus de la nature, il n'est pas possible de dire si la différence de croissance entre ces derniers et ceux élevés au laboratoire est due à un gain de masse plus important par cycle de mue ou bien à une augmentation du rythme de mues ou bien encore aux deux processus à la fois. En ce qui concerne la reproduction des femelles, on constate que celles élevées à 20 °C PN se sont reproduites au cours de l'année, à l'âge d'un an, au moment où se déroule, dans la nature, la reproduction des individus âgés de 2 ans. Chez les individus élevés à 25 °C LD 18 : 6 le déclenchement de la reproduction a encore été accéléré puisque 4 des 6 individus en élevage ont effectué leur mue parturielle entre le 11 février et le 2 avril 1977, les 2 autres étant morts avant de s'être reproduits. Il convient de remarquer que, chez ces 4 individus, la masse acquise lors de cette mue parturielle a été nettement plus faible (en moyenne : 24 mg) que celle des animaux élevés à 20 °C PN (masse moyenne : 86mg). Il semble donc que 24 mg puisse être considéré comme la masse minimale à partir de laquelle une femelle est capable de se reproduire lorsque les conditions externes sont favorables. On comprend ainsi pourquoi les femelles de la nature ne peuvent se reproduire dans l'année de leur naissance, puisqu'elles n'atteindront, en moyenne, cette masse qu'en octobre, période où les conditions externes ne permettent plus la reproduction.

TABLEAU II

Evolution de la croissance pondérale d'individus récoltés indifférenciés et élevés sous différentes conditions de température et de photopériode. Dans chaque case : successivement, masse moyenne, logarithme de cette masse et écart-type (unité logarithmique). Les données concernant les femelles et les mâles de la nature sont un rappel du tableau.

*Ponderal growth evolution of animals collected before sex differentiation and kept in various conditions of temperature and photoperiod.*

	Nombre d'individus	Masse le 19.11.76	Masse fin mars 77	Masse début août 77	Masse mi-septembre 77	Masse le 14.12.77	Nombre de mues entre le 1.1.77 et le 31.10.77	Date des 1ères mues parturielles	Masse à la 1ère mue parturielle
♀ 20° PN	7	1,52 0,442 0,190	37,7 3,629 0,164	86,6 4,460 0,113	104,0 4,644 0,112	116,3 4,756 0,065	8 pour 6 ♀ 9 pour 1 ♀ Date moyenne 8e mue : 30.10.77	du 08.07.77 au 03.08.77	de 81,5 à 92,4 mg
♀ 25° LD 18 : 6	6	1,73 0,546 0,230	26,0 3,255 0,158					du 11.02.77 au 02.04.77	de 19,5 à 26,9 mg
♀ de la nature		1,77	2,31	13,7	15,0	34,0 le 11.11.77		L'année suivante en juin et juillet 1978	
♂ 20° PN	7	1,99 0,691 0,118	33,1 3,500 0,067	53,2 3,974 0,076	67,0 4,219 0,065	81,4 4,399 0,095	8 pour 6 ♂ 7 pour 1 ♂ Date moyenne 8e mue : 22.10.77		
♂ + ♀ 20° LD =18:6	5	1,80 0,599 0,195	25,54 3,240 0,173						
♂ de la nature		1,77	2,31	12,2	15,7	32,2 le 11.11.77			

## ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INDUCTION DE LA REPRODUCTION SOUS DIFFÉRENTES CONDITIONS DE TEMPÉRATURE ET DE PHOTOPÉRIODE

Afin de préciser le rôle de la température et de la photopériode dans l'induction de la reproduction, nous avons élevé, au laboratoire, sous différentes conditions, des couples d'individus adultes récoltés dans la nature le 16 novembre 1976. Nous n'avons utilisé que des femelles de masse supérieure à 28 mg (de 29 à 64 mg), capables par conséquent de se reproduire lorsqu'elles sont placées dans des conditions favorables.

Le 19 novembre, 4 séries constituées chacune par 20 couples d'animaux ont été mises dans l'une des conditions expérimentales suivantes : 20° PN, 20° LD 18 : 6, 20° LD 6 : 18, 25° LD 18 : 6.

Par la suite, ayant récolté dans la nature de nouveaux individus, nous avons constitué 2 petites séries, chacune de 9 couples, qui ont été mises à 15 °C, soit avec une photophasse de 18 heures, soit avec une photophasse de 6 heures. Cette expérience a débuté le 22 janvier 1977.

Les individus des 4 premières séries ont été régulièrement suivis pendant un an. La nature de chaque exuviation a permis de connaître, pour chaque femelle, la date du début de la période de reproduction ainsi que sa durée. Les principaux résultats sont relatés dans le tableau III.

### 1. Induction de la période de reproduction

Ce sont les femelles élevées à 25° LD 18 : 6 qui offrent les premières gravidités, puis viennent les femel-

TABLEAU III

Induction de la reproduction chez les femelles pubères élevées sous différentes conditions de température et de photopériode. A : durée moyenne et erreur-type (en jours) entre la mise en expérience et la première ponte; B : nombre de femelles ayant effectué une mue normale avant la première mue parturienne sur nombre total de femelles; C : nombre de femelles ayant effectué deux mues parturielles successives sur nombre total de femelles.

\* Deux femelles ont effectué trois mues parturielles successives.

*Induction of the reproduction in puberal females kept in various conditions of temperature and photoperiod.*

	Date de la mise en expérience	A	B	C
20° PN	19.11.76	57 ± 8,7	3/19	9/16
20° LD 6 : 18	19.11.76	72 ± 23,9	10/18	2/11
20° LD 18 : 6	19.11.76	43 ± 6,8	0/20	16/18
25° LD 18 : 6	19.11.76	32 ± 3,0	0/19	16/18*
dans la nature	19.11.76	en juin 1978 (environ 190 jours)		0
15° LD 18 : 6	24.01.77	65 ± 12,3	8/9	0/8
15° LD 6 : 18	24.01.77	67 ± 11,6	9/9	0/6

les élevées à 20° LD 18 : 6, puis celles élevées à 20° PN, enfin celles élevées à 20° LD 6 : 18. La différence entre la première et la dernière série est en moyenne de 40 jours. Cette différence résulte du fait qu'à 20° LD 6 : 18, plus de la moitié des femelles ont effectué une mue normale avant leur première mue parturienne, alors que, dans les autres conditions, elles n'en ont pas effectué (20° LD 18 : 6, 25° LD : 18 : 6) ou très rarement (20° PN).

Il semble donc que les longues photophases accélèrent le déclenchement de la maturation ovarienne. Cependant, la température joue également un rôle puisque les femelles prélevées dans la nature à la mi-novembre puis élevées à 20° PN se reproduisent vers la mi-janvier, alors que celles qui sont restées dans la nature – où la photopériode est la même que celle de la salle d'élevage – ne se reproduiront qu'en juin.

Sur ce point, il convient de remarquer que la reproduction peut s'effectuer à une température nettement inférieure à 20 °C puisque les femelles élevées depuis la fin janvier à 15° LD 18 : 6, ou même LD 6 : 18, ont offert, 9 semaines après leur mise en élevage, une maturation ovarienne complète. Dans ce cas, nous n'avons pas observé de différence entre les 2 types de photopériode. On peut, peut-être, expliquer ce résultat par le fait que les animaux ont été prélevés dans la nature à la fin janvier, c'est-à-dire à une période où l'action de la photopériode croissante s'était déjà exercée, les basses températures hivernales et printanières s'opposant alors seules au démarrage de la reproduction dans la nature.

### 2. Durée de la période de reproduction

Alors que dans la nature on n'observe qu'une période de reproduction dans l'année, pendant laquelle chaque femelle n'effectue qu'une ponte, dans les élevages conduits à 20 °C et 25 °C, on constate par contre :

a) que la période de reproduction induite 1 à 2 mois après la mise en élevage peut s'étendre sur deux intermues, et même exceptionnellement sur trois. Cependant, le nombre de cas où s'observent 2 pontes successives diffère nettement selon les conditions de photopériode. On constate une augmentation progressive de la durée de la période de reproduction lorsque l'on passe de 20° LD 6 : 18 à 20° PN puis à 20° ou 25° LD 18 : 6; alors que dans le premier cas, 15 à 20 % des femelles ont effectué 2 pontes successives, dans les derniers cas, ce sont environ 90 % d'entre elles.

b) qu'une deuxième période de reproduction – avec une seule ponte – peut avoir lieu dans l'année (Fig. 2). Un trop grand nombre de femelles élevées à 25° LD 18 : 6 et 20° LD 6 : 18 étant mortes précocement, cette deuxième période de reproduction n'a été constatée de façon notable que chez les femelles élevées à 20°, soit en photopériode naturelle, soit en photophasse de 18 heures. Chez les premières, elle se manifeste à peu près au moment où, dans la nature, les femelles effectuent leur mue parturienne. Chez les autres, elle a lieu plus tard : de mi-septembre à mi-octobre.

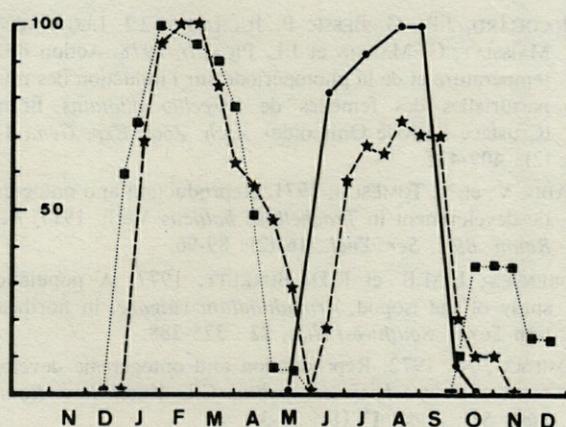


Fig. 2. — Cycle reproducteur de femelles élevées sous différentes conditions de température et de photopériode. Pourcentage de femelles gravides au cours de l'année, de novembre 1976 à décembre 1877. Carré : femelles à 20 °C et LD 18 : 6 ; étoile : femelle à 20 °C et photopériode naturelle ; cercle : femelles de même âge, dans la nature.

*Breeding cycle of females kept in various conditions of temperature and photoperiod.*

## DISCUSSION

Chez la plupart des Oniscoides des zones tempérées, la saison de reproduction, quoique bien délimitée, s'étend sur plusieurs mois, d'avril à août en général. Dans la population d'*Eluma purpurascens* étudiée ici, la présence de femelles ovigères n'est observée qu'en juin et juillet. Il apparaît ainsi que, vraisemblablement, les femelles ne font qu'une ponte par an. De plus, les femelles ne sont gestantes pour la première fois qu'à l'âge de 2 ans, alors qu'en général les femelles d'Oniscoides commencent à se reproduire l'année suivant leur naissance.

Il est remarquable que la liaison entre une période de reproduction courte et une reproduction commençant à l'âge de deux ans ait été observée chez des espèces qui sont, comme *Eluma*, des hôtes de la litière des forêts de feuillus : *Protracheoniscus politus* (Tomescu, 1972) et *Porcellium conspersum* (Tomescu, 1974). Ces modalités particulières de la reproduction ne doivent cependant pas être une conséquence de l'habitat forestier.

En effet, Vandel (1962), situe l'origine géographique d'*Eluma* dans une région du sud-ouest de la péninsule ibérique. Il est possible que l'envahissement de régions plus froides n'ait pu se faire qu'au prix d'une limitation stricte de la période de libération des jeunes au moment le plus chaud de l'année. Il est bien connu que chez les espèces à large répartition, la période de reproduction est d'autant plus courte qu'on se place à des latitudes plus élevées. Ainsi, chez *Armadillidium vulgare* les femelles n'effectuent qu'une ponte par an, entre mai et juillet en Angleterre (Heeley, 1941, 1942); en Italie (Arcangeli, 1931) et en France méridionale (Vandel, 1941), il y a 3 portées entre avril et octobre; au Texas,

sous un climat encore plus chaud, la récolte de femelles gravides peut se faire entre mars et novembre (Sorensen et Burkett, 1977).

Par ailleurs, il est vraisemblable que l'habitat forestier soit aussi lié à une adaptation à un climat hivernal plus froid que dans l'aire d'origine. En effet, la litière et l'humus des forêts de la zone tempérée sont un lieu de refuge pour de nombreux invertébrés pendant la saison froide.

Le mécanisme assurant la reproduction saisonnière semble assez voisin de ce qui a été décrit chez l'oniscoides : *Porcellio dilatatus* (Mocquard *et al.*, 1976, 1978). Dans les deux espèces, les femelles, maintenues en conditions constantes, peuvent entrer spontanément en reproduction, si elles étaient en repos sexuel et, réciproquement, s'arrêter spontanément après une série de mues parturielles successives.

Cependant, toujours dans les deux exemples, les variations de la température et de la photophasse, agissant conjointement ou séparément, permettent de synchroniser avec les saisons cette alternance des phases sexuelles. Il est remarquable que chez *Eluma* la réduction importante de l'appareil oculaire n'empêche nullement que les stimulus lumineux aient une action importante sur la physiologie.

Les différences entre les deux espèces tiennent surtout à la brièveté de la période de reproduction chez *Eluma*. Il semble que ceci résulte de l'action de deux facteurs. D'une part, même maintenues en conditions favorables, les femelles d'*Eluma* ne peuvent effectuer que très peu de mues parturielles successives (2 ou exceptionnellement 3). Il y a donc une limitation endogène de la durée de la période de reproduction. D'autre part, soumises à la croissance naturelle de la photophasse, des femelles vont se reproduire beaucoup plus tôt, au laboratoire à 20 °C, que des femelles de même âge, dans la nature, exposées à une variation photopériodique équivalente mais à une température beaucoup plus basse. Ceci peut s'expliquer, en partie, par l'arrêt des mues pendant la période hivernale : la masse moyenne de chaque classe d'âge ne varie que très peu de novembre à mars.

Cependant, l'accroissement de cette masse, entre mars et mai, montre que les animaux muent à nouveau ; or, on n'observe pas de femelles ovigères en mai, les premières mues de l'année sont donc normales. Ainsi, la stimulation photopériodique est inefficace tant que la température n'a pas dépassé un certain seuil, supérieur à celui qui doit être atteint pour permettre la mue. Cette interaction entre température et éclaircissement empêche donc, chez *Eluma*, un déclenchement trop précoce de la reproduction.

En conclusion, nous avons proposé l'hypothèse que les modalités particulières de la reproduction de la population d'*Eluma purpurascens* étudiée, étaient en relation avec sa situation nordique par rapport à son aire d'origine. Il serait donc intéressant d'examiner des populations de cette aire originelle : sud-ouest de la péninsule

ibérique. L'étude de populations plus nordiques (Irlande) ne devrait pas apporter de résultats très différents étant donné la similitude du climat atlantique et la limitation déjà très stricte de la période de reproduction offerte par cette espèce dans le sud ouest de la France.

### BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., 1965. Cycle reproducteur annuel à Arcachon d'une population maritime de *Porcellio scaber scaber* Latreille, 1804 (Isopode terrestre). *C. r. hebd. Séances Acad. Sci. Paris*, **268** : 5907-5910.
- ARCANGELI, A., 1931. Sul rapporto numerico dei sessi negli Isopodi terrestri. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino*, **61** (13) : 3-34.
- BESSE, G., J.L. PICAUD et J.P. MOCQUARD, 1975. Etude d'une population de *Ligia oceanica* L. (Crustacé Isopode) de la côte charentaise. II. Le cycle de reproduction et les variations saisonnières de la biomasse. *Bull. Ecol.*, **6** (2) : 67-78.
- HARDING, P., 1976. *Eluma purpurascens* Budde-Lund (Crustacea : Isopoda) a woodlouse new to Britain from Norfolk. *Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc.*, **23** : 267-268.
- HEELEY, W., 1942. The habits and life histories of woodlice. *Essex Nat. (Lond.)*, **27** (105-114) : 138-149.
- LAWLOR, L.W., 1976. Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod. *Armadillidium vulgare*. *Ecology*, **57** (6) : 1179-1194.
- MOCQUARD, J.P., G. BESSE, P. JUCHAULT, J.J. LEGRAND, J. MAISSIAT, G. MARTIN et J.L. PICAUD, 1976. Durée de la période de reproduction chez les femelles de l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus* Brandt suivant les conditions d'élevage : température, photopériode et groupement. *Vie Milieu*, **26** (1C) : 51-76.
- MOCQUARD, J.P., G. BESSE, P. JUCHAULT, J.J. LEGRAND, J. MAISSIAT, G. MARTIN et J.L. PICAUD, 1978. Action de la température et de la photopériode sur l'induction des mues parturielles des femelles de *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacé Isopode Oniscoïde). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **119** (2) : 409-432.
- RADU, V. et N. TOMESCU, 1971. Reproduction and ontogenetic development in *Trachelipus balticus* Verh. 1917. *Rev. Roum. Biol., Ser. Zool.*, **16** (2) : 89-96.
- SORENSEN, E.M.B. et R.D. BURKETT, 1977. A population study of the isopod, *Armadillidium vulgare*, in northeastern Texas. *Southwest Nat.*, **22** : 375-388.
- TOMESCU, N., 1972. Reproduction and ontogenetic development of *Protracheoniscus politus* C.L. Koch. *Rev. Roum. Biol., Ser. Zool.*, **17** (1) : 31-39.
- TOMESCU, N., 1973. Reproduction and ontogenetic development in *Ligidium hypnorum* (Cuvier) and *Trichoniscus pusillus* (Brandt, 1833) (Crustacea, Isopoda). *Rev. Roum. Biol., Ser. Zool.*, **18** (6) : 403-413.
- TOMESCU, N., 1974. Reproducerea si dezvoltarea postembrionara la *Porcellium conspersum* C.L. Koch, 1841 (Crustacea, Isopoda). *Stud. univ. Babes-Bolyai, Ser. Biol.*, **2** : 109-114.
- VANDEL, A., 1941. Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. VIII. Les modalités de l'incubation chez les Isopodes volvationnels. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **76** : 336-346.
- VANDEL, A., 1960. Isopodes terrestres. Paris. Paul Lechevalier. *Faune Fr.*, **64** (première partie).
- VANDEL, A., 1962. Isopodes terrestres. Paris. Paul Lechevalier. *Faune Fr.*, **66** (deuxième partie).

Accepté le 26 mars 1979

# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE L'URODÈLE *EUPROCTUS PLATYCEPHALUS* (GRAVENHORST, 1829)

Marc *ALCHER*

*Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie,  
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05*

AMPHIBIEN  
DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE  
DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

**RÉSUMÉ.** – Fondé sur de premières observations réalisées dans la nature ainsi qu'au laboratoire, ce travail permet de mieux connaître le développement de *E. platycephalus*. A l'état embryonnaire, la constante thermique de l'espèce est égale à 172, sa température-seuil étant de 10,4 °C. A l'issue du développement larvaire, la métamorphose doit s'effectuer, en règle générale, l'année suivant la ponte tandis que la maturité sexuelle ne survient vraisemblablement que vers la quatrième année de vie de l'animal. Compte tenu des conditions écologiques variables existant entre les différents biotopes et au sein même de ceux-ci, le développement des populations y est sensiblement différent. Une comparaison est esquissée avec l'espèce pyrénéenne.

AMPHIBIA  
EMBRYONIC DEVELOPMENT  
POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT

**ABSTRACT.** – The development of *Euproctus platycephalus* (Amphibia, Urodela, Salamandridae) is described from preliminary laboratory and field observations. The relation between embryonic development (in days) and temperature (in °C) undergone by eggs is  $y = 172/x - 10.4$ . Metamorphosis generally occurs during the year following the egg laying, and sexual maturity certainly occurs during the fourth year of life. However, in response to ecological conditions, variable among the different habitats, the development of the populations is slightly different. The development of *E. platycephalus* is briefly compared with that of the Pyrenean species, *E. asper*.

## INTRODUCTION

*E. platycephalus*, Urodèle Salamandridae, est une espèce endémique de Sardaigne. Longtemps demeurée imprécise, sa biogéographie a fait récemment l'objet de deux publications (Bruno, 1973 ; Alcher, 1975). Les stations indiquées s'étendent du nord au sud de l'île et essentiellement dans la moitié ouest, la plus montagnaise.

Le biotope typique des animaux adultes est constitué par des ruisseaux ou torrents dont les eaux sont pures, dépourvues de végétation et à fond recouvert de pierres

non enfoncées dans le substrat. Exceptionnellement, les années sèches, quelques cours d'eau colonisés peuvent être plus ou moins envahis par des Algues. Du fait du climat méditerranéen, certains de ces torrents présentent en été des conditions fort différentes. Il n'est pas rare alors de trouver les populations larvaires en eau quasiment stagnante, chaude et encombrée d'Algues ou de vase.

La répartition verticale des trois espèces congénériques, *E. platycephalus*, *E. montanus* et *E. asper*, liée à leurs exigences thermiques (Despax, 1923 ; Goux, 1953 ; Alcher, 1975), permet de définir deux ensembles, celui des espèces insulaires – eurythermes – s'opposant à

celui de l'espèce pyrénéenne - sténotherme froid -. Aussi est-il intéressant de préciser nos connaissances sur la biologie des Euproctes sarde et corse afin d'établir une comparaison avec *E. asper*, mieux connu, et d'intégrer l'ensemble de ces données à celles acquises sur l'ordre des Urodèles.

Le présent travail se propose d'apporter quelques informations sur le développement de l'espèce sarde (en ce qui concerne les résultats d'élevage, œufs et larves sont tous issus des pontes spontanées de plusieurs femelles originaires, pour la plupart, des Monts du Gennargentu).

## I. DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

### 1. Obtention

Zeidler (1928), qui a suivi le développement embryonnaire d'œufs pondus en captivité, affirme la nécessité de leur maintien en eau courante, ceux laissés en eau stagnante moisissant malgré un changement journalier de la moitié de l'eau.

En fait, le développement embryonnaire peut aisément être obtenu en eau stagnante à la condition de la changer en totalité une ou deux fois par jour, la hauteur d'eau étant juste suffisante pour recouvrir les œufs. Il semble que ceux-ci soient plus facilement envahis par les Saprologniales lorsqu'ils sont jeunes, ce qui permet d'espacer les changements d'eau en fin de développement. Exceptionnellement, celui-ci peut-être obtenu en eau stagnante non renouvelée.

Une autre technique consiste à placer les œufs sur un grillage situé au-dessus d'un diffuseur d'air. Enfin, quelques bons résultats peuvent être signalés en atmosphère humide, les œufs n'étant immergés qu'à mi-hauteur.

### 2. Aspect et diamètre des œufs

L'œuf, généralement ovale et dépourvu de pédicule, présente parfois un aplatissement au niveau du contact avec le substrat. L'hémisphère supérieur du germe est nettement marqué par une coloration brune tandis que l'inférieur est blanc-jaunâtre.

Pondus par quatre femelles de longueur totale comprise entre 10,8 et 11,6 cm, 160 œufs en segmentation ont été mesurés. Les moyennes du diamètre moyen, pour l'œuf et le germe, sont respectivement de 4,04 et 2,45 mm. A l'éclosion, 19 œufs présentaient, en moyenne, un diamètre de 5,29 mm. Ces valeurs sont inférieures à celles données par Scortecci (1953) qui indique un diamètre de 5 mm (9 mm avant l'éclosion).

Le germe de l'Euprocte sarde se révèle donc plus petit et plus pigmenté que celui de l'espèce pyrénéenne, décrit par Gasser (1964).

### 3. Durée du développement embryonnaire

Les résultats correspondant au développement de 146 œufs répartis en quatre groupes placés aux températures de 15, 16,8, 20,5 et 24,5 °C sont indiqués dans le Tableau I. Le nombre de jours séparant la ponte de l'éclosion diminue lorsque la température s'élève tandis que les malformations larvaires sont de plus en plus nombreuses.

TABLEAU I

Caractéristiques du développement embryonnaire de *E. platycephalus* en fonction de la température.

*Embryonic development characteristics of E. platycephalus according to the temperature.*

Groupe	Effectif	Température (°C)	Durée du développement (moy. en j)	Longueur à l'éclosion (moy. en cm)	Larves malformées (%)
1	9	15	37,6	1,29	0
2	81	16,8	26,9	1,28	2
3	40	20,5	16,1	1,06	17
4	16	24,5	12,7	1,01	19

La durée du développement embryonnaire est une fonction de la température qui peut s'exprimer par la relation

$$y = \frac{C}{x - T_s}$$

dans laquelle C représente la constante thermique de l'espèce et  $T_s$  sa température-seuil. A partir des quatre données expérimentales, l'équation, pour *E. platycephalus*, devient :

$$y = \frac{172}{x - 10,4}$$

On peut en tirer les remarques suivantes :

- le développement embryonnaire ne peut avoir lieu en dessous de 10,4°, valeur bien supérieure à celle obtenue par Clergue-Gazeau (1972) sur *E. asper* ( $T_s = 4,5^\circ$ ). A une température de 13°, le développement demande encore plus de deux mois.
- la constante thermique de l'espèce, égale à 172, est nettement inférieure à celle de l'espèce pyrénéenne (310) mais, du fait de la faible température-seuil de cette dernière, l'Euprocte sarde se développe plus lentement pour toute température inférieure à 17,75°. Néanmoins, entre 16 et 24°, les résultats diffèrent de moins de quatre jours (Fig. 1).

### 4. Aspect et taille à l'éclosion

L'œuf, placé à 17° en eau stagnante aérée, donne naissance à une larve dont les branchies supérieures, moyennes et inférieures possèdent respectivement trois, deux et une ramifications. Les balanciers sont absents. Le membre antérieur se présente sous forme d'une palette échancrée tandis que le postérieur est déjà visible à l'état de bourgeon. Ainsi que le faisait remarquer Gasser

(1964) pour *E. asper*, la larve à l'éclosion de l'espèce sarde ne peut être assimilée à aucun stade du développement de *Triturus helveticus* puisque les caractères cités des membres antérieurs et postérieurs se retrouvent respectivement dans les stades 38 et 43 établis par Gallien et Bidaud (1959).

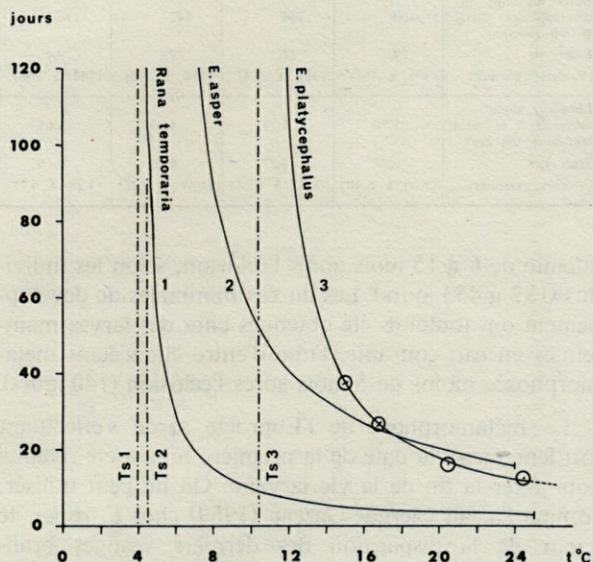


Fig. 1. - Durée du développement embryonnaire en fonction de la température de 3 espèces d'Amphibiens (1. d'après Angelier & Angelier, 1968; 2. d'après Clergue-Gazeau, 1972). ○ = points expérimentaux;  $T_s$  = température-seuil.

Length of embryary development according to temperature for 3 species of amphibians. ○ = experimental points;  $T_s$  = threshold of temperature.

Les larves ont à l'éclosion et en moyenne, une longueur d'autant plus grande que la température à laquelle sont soumis les œufs dont elles sont issues est basse (Tabl. I). Les longueurs totales, comprises entre 0,83 et 1,42 cm, sont d'autant plus grandes que la période embryonnaire l'est également.

## II. DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET MÉTAMORPHOSE

### 1. En élevage

Les larves dont les courbes de croissance ont été reproduites dans la figure 2 ont toutes été élevées isolément dans des récipients d'une surface de 44 cm<sup>2</sup> et dont l'eau, stagnante, avait une hauteur de 1 cm.

Connaissant l'écologie de l'espèce, la préférence aurait été donnée à des bacs à eau courante, mais la localisation des larves dans les zones les plus calmes des torrents, stagnantes même dans les cas extrêmes, autorisait à réaliser ces élevages dans les conditions citées.

L'alimentation des très jeunes larves nécessite des proies extrêmement petites, les plus appropriées étant les vers Grindal, d'élevage aisé. Ostracodes, Copépodes et jeunes Daphnies sont par la suite également utilisés ainsi que Tubifex, Enchytrées et surtout larves de Chironomes.

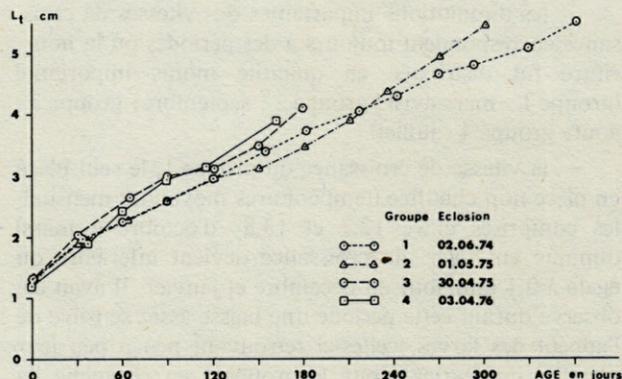


Fig. 2. - Croissance larvaire de *E. platycephalus* (courbes arrêtées dès la première métamorphose). Larval growth of *E. platycephalus* (curves ending with the first metamorphosis).

TABLEAU II

Croissance larvaire de *E. platycephalus*. Larval growth of *E. platycephalus*.

Groupe (Date des éclosions)	Age en j	Longueur totale moyenne en cm	Ecart-type	Nombre de larves non métamorphosées
Gr. 1 (02.06.74)	1	1.32	0.06	14
	17	1.86	0.04	-
	34	1.97	0.04	-
	60	2.26	0.07	-
	90	2.59	0.08	-
	120	2.96	0.10	-
	155	3.39	0.11	-
	182	3.73	0.13	-
	217	4.05	0.12	-
	242	4.30	0.15	-
	270	4.64	0.15	-
	293	4.80	0.18	-
	329	5.07	0.20	-
361	5.49	0.20	-	
394	5.86	0.18	7	
420	6.15	0.00	2	
Gr. 2 (01.05.75)	2	1.34	0.09	11
	32	1.89	0.12	-
	64	2.29	0.16	-
	90	2.61	0.24	-
	122	2.98	0.21	-
	151	3.12	0.27	-
	181	3.47	0.37	-
	211	3.91	0.29	-
	236	4.38	0.25	-
	271	4.94	0.32	-
	301	5.44	0.30	-
326	5.68	0.21	7	
Gr. 3 (30.04.75)	1	1.33	0.08	5
	31	2.03	0.10	-
	66	2.66	0.23	-
	90	2.99	0.30	-
	121	3.12	0.42	-
	151	3.51	0.38	-
	180	4.12	0.43	-
	210	4.46	0.31	4
236	4.74	0.31	4	
Gr. 4 (03.04.76)	0	1.20	0.01	4
	15	1.58	0.02	-
	37	1.92	0.03	-
	60	2.42	0.07	-
	90	2.94	0.08	-
	116	3.16	0.08	-
	162	3.90	0.06	-
	182	4.41	0.08	3
	204	4.72	0.04	3

a) *Analyse des courbes de croissance*

Les résultats concernant 4 groupes totalisant 34 larves sont présentés dans le tableau II et la figure 2. Les âges sont toujours considérés en prenant comme origine l'éclosion.

Les remarques suivantes peuvent être faites :

– les diminutions importantes des vitesses de croissance correspondent toujours à des périodes où la nourriture fut distribuée en quantité moins importante (groupe 1 : mars-avril; groupe 2 : septembre; groupe 3 : août; groupe 4 : juillet).

– la vitesse de croissance du groupe 1, le seul placé en pièce non chauffée (températures moyennes mensuelles comprises entre 12,7 et 13,8° d'octobre à mars) diminue en hiver : la croissance devient inférieure ou égale à 0,1 mm/jour en décembre et janvier. Il avait été observé durant cette période une baisse assez sensible de l'appétit des larves, celles-ci retrouvant peu à peu leur voracité en février. Pour le groupe 2 en revanche, la croissance s'est maintenue de novembre à février à un bon niveau (vitesses comprises entre 0,15 et 0,19 mm/j). Le ralentissement de croissance hivernale peut donc être évité en ne soumettant pas les larves à de basses températures. Ce résultat diffère de celui obtenu chez *E. asper* par Despax (1923) qui, étudiant le développement de larves maintenues dans des conditions sensiblement constantes (la température varie entre 10 et 15° et la nourriture est abondamment distribuée), constate une période de 110 jours, de décembre à mars, pendant laquelle la croissance est très ralentie (0,05 mm/j en moyenne). Il admet de ce fait l'existence d'une sorte de « rythme héréditaire » « influençant le développement larvaire ». Clergue-Gazeau (1972), chez la même espèce, observe elle aussi une discontinuité dans la croissance de ses larves maintenues en aquarium thermostaté à 12°;

– la durée totale du développement larvaire varie de façon importante selon les groupes (Tabl. III). C'est ainsi qu'en moyenne le développement du groupe 1 est 2 fois plus long que celui du groupe 4 qui a subi des températures plus élevées et reçu une nourriture très abondante. L'impact propre du facteur alimentation est mis en évidence par la comparaison des groupes 2 et 3, éclos à un jour d'intervalle et issus de parents provenant tous du Gennargentu. Placé dans des conditions rigoureusement identiques par ailleurs, le groupe 3 fut alimenté plus copieusement que le groupe 2, néanmoins nourri correctement. Le tableau III met en évidence le retard relativement important du développement des larves du groupe 2 qui ne réalisent leur métamorphose que 94 jours en moyenne après celles du groupe 3.

b) *Durée de vie larvaire et métamorphose*

Zeidler (1928) indique, en élevage, des métamorphoses après 14-15 mois de vie larvaire, et Scortecchi (1953) fait état d'un développement de 8 à 9 mois « dans les eaux froides des torrents ».

La grande variabilité des résultats obtenus en élevage a déjà été mentionnée (Tabl. III), la métamorphose étant

TABLEAU III

Durée du développement larvaire et longueur totale à la métamorphose chez *E. platycephalus*.

*Duration of larval development and total length at time of metamorphosis of E. platycephalus.*

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4
Durée moyenne du développement larvaire (en jours)	400	336	242	198
<i>Ecart-type</i>	29,6	11,5	29,6	9,4
(Valeurs extrêmes)	(376 à 453)	(320 à 354)	(184 à 260)	(182 à 206)
Longueur totale moyenne à la métamorphose (en cm)	5,70	5,77	4,89	4,65
<i>Ecart-type</i>	0,37	0,27	0,20	0,16
(Valeurs extrêmes)	(5,08 à 6,40)	(5,37 à 6,21)	(4,69 à 5,25)	(4,38 à 4,77)

atteinte de 6 à 15 mois après l'éclosion, selon les individus (182 à 453 jours). Les durées minimales de développement ont toutefois été obtenues chez des larves maintenues en eau courante, l'une d'entre elle s'étant métamorphosée moins de 5 mois après l'éclosion (140 jours).

La métamorphose de l'Euprocte sarde s'effectuant fort lentement, la date de la première mue a été retenue pour fixer la fin de la vie larvaire. On ne peut utiliser, comme l'a fait Clergue-Gazeau (1969) chez *E. asper*, le « jour de la disparition des derniers vestiges branchiaux » dans la mesure où la première mue survient parfois alors que l'animal possède encore des branchies fort bien développées. De surcroît, lorsqu'ils sont maintenus en eau après la métamorphose, les jeunes conservent parfois des restes branchiaux. Sur les 13 larves du groupe 1 (éclosions le 02.06.1974; première mue du 13.06 au 28.08.1975), 5 possédaient encore, le

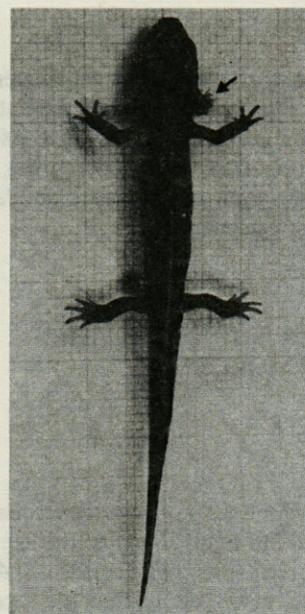


Fig. 3. – Juvénile de *E. platycephalus* 97 jours après sa première mue : persistance des branchies (flèche).

*Juvenile of E. platycephalus 97 days after its first moult : persistence of gills (arrow).*

03.12.1975, des vestiges branchiaux. Ceux-ci étaient toujours visibles, quoique très réduits, le 19.04.1976, c'est-à-dire de 234 à 298 jours après la première mue (Fig. 3).

En s'en tenant aux espèces congénériques, ces observations sont à rapprocher du cas de « dissociation du complexe morphogénétique de la métamorphose » constaté par Goux (1953) chez une larve d'*E. montanus* et des travaux de Clergue-Gazeau (1972) sur *E. asper*. Cet auteur observe (dans la grotte de Labouiche) ou obtient (en nourrissant très faiblement des larves maintenues à l'obscurité) des individus juvéniles ou immatures à branchies persistantes. Il conclut à une « manifestation de néoténie occasionnelle portant sur un seul caractère », « provisoire » et due « à un manque de nourriture ». Cet état, aussi bien dans l'espèce pyrénéenne que sarde, semble ne frapper qu'exceptionnellement les mâles.

A la métamorphose, les larves présentent généralement des longueurs totales comprises entre 4,5 et 6 cm, aussi bien dans la nature qu'en élevage. Les valeurs limites observées sont de 3,1 cm (individu capturé en juillet; métamorphose en septembre à une taille exceptionnellement réduite) et 6,4 cm (groupe 1).

Il est souvent admis que la taille d'un Amphibien à la métamorphose est d'autant plus réduite que celle-ci survient plus précocement. Sans présager des résultats d'études plus rigoureuses, il semble en être ainsi chez *E. platycephalus* (Tabl. III).

**2. Dans la nature**

Au cours de différents séjours en Sardaigne en mars-avril et juillet-août, un certain nombre de larves ont été capturées et mesurées (longueur totale) après anesthésie au MS 222.

On trouvera pour chaque station, des indications concernant les températures de l'eau (à l'endroit où sont capturés les animaux) et quelques caractéristiques chimiques (Tabl. IV). Leur localisation est portée sur la figure 4.

*Station A*

Située à l'extrémité nord-est du grand massif calcaire du Mont Albo, à une altitude de 530 m, cette station est représentée par un tout petit ruisseau à pente relativement importante coulant essentiellement sur des gneiss, au milieu de Chênes verts, en une succession de petites cascades. En août, petits bassins (longueur maximale de 100 cm, profondeur maximale de 15 cm) reliés par des filets d'eau de moins de 15 cm de largeur et 2 cm de profondeur. A sec en été par endroits. Les caractères énoncés permettent d'obtenir une bonne connaissance des populations présentes, aucune zone du cours d'eau n'échappant à l'observation précise. Vitesse maximale enregistrée (à l'aide d'un courantomètre à hélice): 20 cm/s sur une section de 62 cm<sup>2</sup> en août; 103 cm/s sur 474 cm<sup>2</sup> en avril.

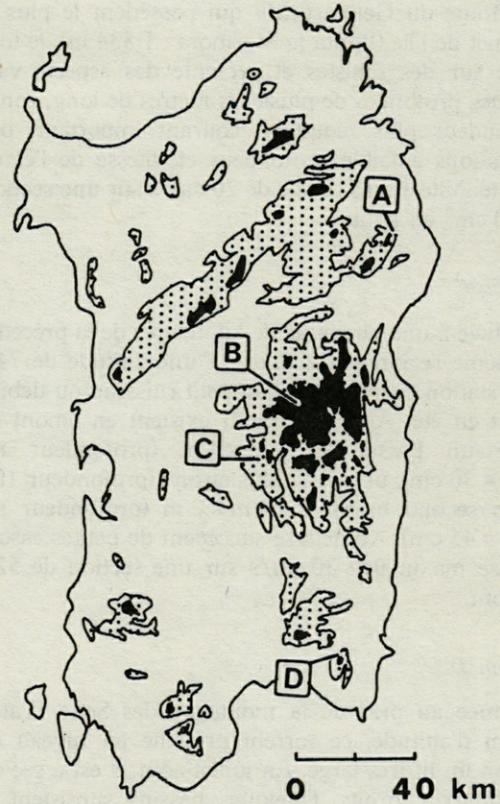


Fig. 4. - Localisation des stations décrites (pointillé et noir : zones d'altitude respectivement supérieure à 500 et 1 000 m). Localization of the described stations (dotted line and black : zones of altitude from 500 to 1 000 m respectively).

TABLEAU IV

Caractéristiques des stations (1 : fin mars-avril, 2 : juillet-août).

Characteristics of stations (1 = end of march-april; 2 : july-august).

		Monte Albo		Gennargentu		Sette Fratelli
		Station A	Station B	Station C	Station D	
Température en °C	1	7-8	4-9	11	10-13	
	2	15-18	13-18	15-18	17-24	
Dureté totale en °F	1	8,5			5	
	2	12	2	6	9	
Ca <sup>2+</sup> Mg	1	3,95			2,47	
	2	2,30	4,94	2,30	3,29	
Alcalinité (bicarbonates) en ppm de CaCO <sub>3</sub>	2	90	30	55	90	
Silice en ppm	2	150	92	185	160	
Oxygène dissout en ppm et (%)	1	13 (113 %)			10 (94 %)	
		17 H, 8°C			10 H, 11°C	
	2	11 (119 %)	10,5 (108 %)	10 (109 %)	8,5 (102 %)	
		13 H, 17,5°C	17 H, 15°C	18 H, 18°C	19 H, 23,5°C	
					7 (78 %)	
				9 H, 19°C		

*Station B*

Sous cette appellation sont regroupées 3 stations appartenant au même torrent et situées à des altitudes comprises entre 1 060 et 1 150 m environ. Localisé dans

les Monts du Gennargentu qui possèdent le plus haut sommet de l'île (Punta la Marmora : 1 834 m), le torrent coule sur des schistes et présente des aspects variés : vasques profondes de plusieurs mètres de long, zones de profondeur plus réduite à courant important, petites dérivations à faible profondeur et vitesse de l'eau très réduite. Vitesse maximale de 20 cm/s sur une section de 1 100 cm<sup>2</sup> en août.

#### Station C

Située à une vingtaine de kilomètres de la précédente, en même région schisteuse et à une altitude de 740 m, cette station correspond à un petit ruisseau au débit très réduit en été. Au mois d'août existent en amont de la route un bassin de 6 m × 4 m (profondeur maximale = 30 cm), une zone plus étroite (profondeur 10 cm) et un second bassin de 3 m × 2 m (profondeur maximale = 45 cm). Au-delà se succèdent de petites cascades. Vitesse maximale : 30 cm/s sur une section de 52 cm<sup>2</sup> en août.

#### Station D

Située au pied de la montagne des Sette Fratelli à 370 m d'altitude, ce torrent présente au niveau de la station un lit très large. En juillet-août, il est à sec en de nombreux endroits. Quelques bassins subsistent dans lesquels, pour certains, l'eau est pratiquement stagnante ; dimensions du plus grand : 17 m × 4 m ; profondeur : 1 m. Vitesse maximale : 45 cm/s sur une section de 20 cm<sup>2</sup> en août ; 45 cm/s sur 673 cm<sup>2</sup> en avril.

#### Indications fournies par la longueur des larves (Fig. 5)

Du fait du débit important des torrents au printemps, il est difficile d'observer et de capturer des larves. Dans certaines stations même, aucune larve n'a pu être observée au cours du bref séjour de mars 1975. Le cours principal de la station B roulait des eaux abondantes et rapides où toute recherche était impossible. Les larves étaient absentes de la seule dérivation plus calme rencontrée. Sans doute se tiennent-elles sous les pierres au fond du torrent, là où la vitesse de l'eau reste faible. Le petit nombre de larves mesurées apporte néanmoins des renseignements utiles.

En effet, à la station A par exemple, les 15 larves capturées le 02.04.1975 ont une longueur totale comprise entre 2,60 et 5,03 cm. Il ne peut s'agir que d'individus issus d'œufs pondus en 1974, y compris pour les plus petits d'entre eux. De 3 de ces larves, parmi les plus grandes, rapportées au laboratoire, l'une effectua sa métamorphose 15 jours seulement après sa capture, les 2 autres avant la fin du mois de mai.

De semblables remarques s'imposent pour les histogrammes des stations C et D.

L'observation de la taille des larves capturées au mois d'août semble indiquer nettement la cohabitation de 2 sous-populations larvaires, l'une de l'année et l'autre issue de pontes de l'année précédente.

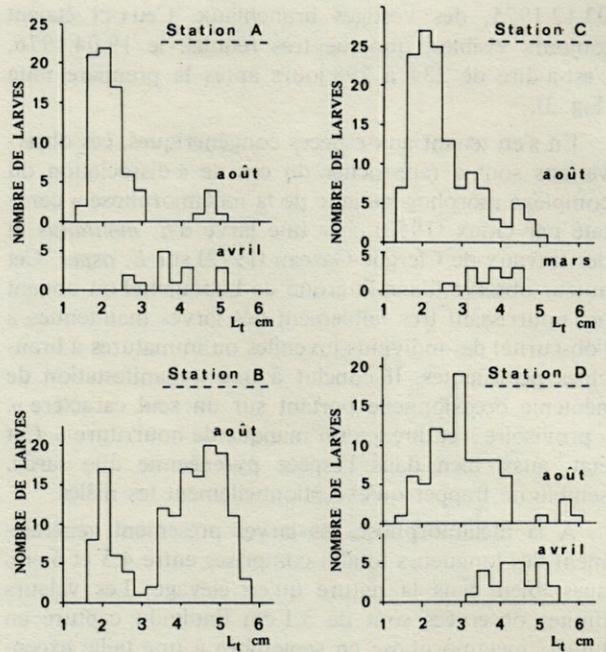


Fig. 5. — Histogrammes des longueurs totales des larves de *E. platycephalus*.

*Histogram of the total length of the larvae of E. platycephalus.*

C'est ainsi qu'à la station A, 66 larves mesurent de 1,59 à 3,02 cm tandis que le second groupe est représenté par 6 larves colorées en cours de métamorphose, longues de 4,36 à 4,93 cm. Il est satisfaisant de trouver en août un nombre plus important de larves de l'année par rapport à celles de l'année précédente, la mortalité ayant frappé d'avantage ces dernières dont seuls, par ailleurs, les individus non encore métamorphosés sont toujours présents dans le milieu aquatique. Les différences entre les histogrammes peuvent s'expliquer partiellement par les caractéristiques propres à chaque torrent, influant sur les possibilités de capture d'une part, la période de reproduction, le développement embryonnaire et larvaire d'autre part.

Pour la station B, l'importance du torrent et son maintien à un débit relativement fort pendant l'été expliquent la grande proportion de larves de grandes tailles observées en août, les plus jeunes étant plus difficilement capturées (seule leur présence dans des dérivations peu profondes permet d'en récolter rapidement). Par ailleurs, le décalage de la période de reproduction joint à l'allongement de la vie embryonnaire et larvaire, vraisemblables en fonction des températures plus faibles de cette station permettent d'expliquer l'existence d'un nombre important de larves âgées en juillet-août.

Dans le cas de la station D, les histogrammes et la connaissance des caractères écologiques de cette station, qui en font celle dont les températures sont les plus élevées, indiquent un développement larvaire relativement rapide.

### 3. Discussion

Les résultats obtenus en élevage et les observations recueillies dans la nature semblent indiquer que la métamorphose ne s'effectue en règle générale que l'année suivant la ponte. Les larves passent donc l'hiver dans les torrents et, lorsque les conditions du milieu redeviennent favorables, reprennent leur développement et effectuent leur métamorphose.

Cette période larvaire relativement longue est indiscutable pour une fraction de la population puisque les larves récoltées en mars-avril ne peuvent être issues d'œufs pondus la même année. Quant à faire de ce développement incluant un hiver la règle générale, les résultats d'élevage semblent l'autoriser, si l'on considère le tableau III, en se souvenant que les conditions thermiques réalisées au laboratoire sont nettement supérieures à celles rencontrées dans la nature, au moins les premiers temps du développement, ce qui accélère notablement la croissance des larves.

Scortecci (1953) signale un développement larvaire de 8 ou 9 mois « dans les eaux froides des torrents ». On doit néanmoins remarquer que la métamorphose ne doit guère pouvoir survenir pendant la période de basses températures où le développement des individus est bloqué.

Il n'est pas déraisonnable de s'interroger sur les possibilités, pour certaines larves dans les biotopes les plus chauds - exemples : station D; station 12 (Alcher, 1975) : 16° en mars, 23° en juillet -, de se métamorphoser avant l'hiver, c'est-à-dire l'année même de leur ponte (en élevage, la durée de vie larvaire la plus courte fut de 140 jours auxquels il faut ajouter 14 jours de développement embryonnaire; ce sont donc seulement 5 mois - 154 jours - qui séparent la ponte de la métamorphose).

D'une façon générale, seule une étude sur le terrain aux différentes périodes de l'année, associée à des élevages réalisés dans des conditions thermiques proches de celles existant dans la nature, permettrait de résoudre les problèmes soulevés. Quoiqu'il en soit, les conditions de milieu très variées entre les différents torrents d'une part, et entre des zones y compris très rapprochées d'un même torrent d'autre part, impliquent des développements larvaires de durées variables.

A titre de comparaison, Goux (1955) estime que chez l'espèce corse « dans leur grande majorité, les larves se métamorphosent entre le milieu d'août et octobre », celles issues de pontes tardives passant l'hiver dans les torrents. Chez *E. asper*, le développement demande 14-15 mois à 1 000 m et 24-26 mois à 2 300 m (Clergue-Gazeau, 1972). Quant aux résultats d'élevages, la comparaison entre ceux de cet auteur obtenus en bacs thermostatés (14-15 mois à 12°, 12 à 15°, 11 à 18° - développement embryonnaire compris -) et les nôtres s'avère délicate dans la mesure où le facteur alimentation n'est pas connu avec précision (on a vu à quel point il pouvait entraîner des résultats différents).

## III. DÉVELOPPEMENT DES JUVÉNILES ET MATURITÉ SEXUELLE

### 1. Courbes de croissance en élevage

Les 14 animaux constituant le groupe 1 ont été suivis de leur éclosion jusqu'à l'âge de 4 ans. Le développement larvaire, le plus long enregistré parmi les 4 groupes étudiés, nécessita en moyenne 400 jours (II.1.). Les animaux qui ne subirent que de discrètes diminutions de températures durant leurs deux premiers hivers, furent ensuite introduits dans un bac à eau courante de conduite reflétant les variations thermiques saisonnières avec minimums hivernaux de 6-8 °C.

Le tableau V traduit leur croissance staturale à partir de mensurations réalisées tous les 6 mois. Notons :

- la diminution régulière des vitesses de croissance, celles-ci étant égales, pour les mâles par exemple et de la première à la quatrième année, à 4,2, 3,2, 1,9 et 1,1 cm/an.
- la période de juin à novembre se traduisant par une augmentation de taille plus importante que celle survenant pendant les mois de décembre à mai. Ce phénomène, observable chaque année et très net depuis la troisième, doit être mis en relation avec les périodes d'hibernation puis de reproduction, cette dernière se terminant vers la fin du mois de juin.
- à partir de l'âge de 2 ans, une différence de taille selon le sexe, progressivement croissante en faveur des mâles.

TABLEAU V

Croissance staturale de l'éclosion à l'âge de 4 ans chez *E. platycephalus* (M : période des métamorphoses).

*Growth in stature from hatching to age of 4 of E. platycephalus (M = period of metamorphosis).*

Age en j	Longueur moyenne en cm		Ecart-type		Valeurs limites		Effectifs	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	1,36	1,30	0,05	0,05	1,28-1,42	1,25-1,38	5	9
182	3,80	3,68	0,07	0,14	3,70-3,92	3,41-3,80	5	9
361	5,50	5,49	0,06	0,24	5,40-5,60	5,05-5,90	5	9
549	7,23	7,34	0,19	0,43	6,91-7,50	6,83-8,41	5	9
731	8,70	8,57	0,33	0,52	8,18-9,19	8,12-9,88	5	8
916	10,14	9,87	0,20	0,46	9,80-10,37	9,48-11,02	5	8
1098	10,60	10,10	0,28	0,47	10,34-11,04	9,62-11,27	4	8
1280	11,61	11,08	0,24	0,43	11,39-11,99	10,45-11,90	4	8
1461	11,72	11,03	0,34	0,44	11,37-12,27	10,46-11,97	4	8

### 2. Maturité sexuelle

En élevage, et dans le plus précoce des cas observés, des amplexus se sont produits entre individus âgés de moins de 20 mois et des œufs furent déposés par des femelles n'ayant pas encore 2 ans (ponte au printemps 1973, métamorphose des larves issues de ces œufs au printemps 1974, ponte des adultes issus de ces larves au printemps 1975). Plus généralement, et toujours en élevage, ce n'est que 2 ans après la métamorphose que les individus se sont reproduits.

La plus petite des femelles capturées le 14.04.1978 à la station D et disséquée le 24.05.1978 (longueur totale : 6,69 cm; poids frais : 1,25 g) possédait déjà des ovaires développés représentant 11 % du poids frais du corps.

L'ensemble de ces informations semble indiquer que dans la nature la maturité sexuelle est atteinte généralement la quatrième année. Des individus issus de pontes précoces dans les biotopes chauds doivent pouvoir se reproduire dans la troisième année de leur vie tandis que le cas des populations les plus alticoles reste à préciser.

*E. asper*, lui, est adulte à l'âge de 4 ans à 1 000 mètres et à 6 ans à 2 300 mètres (Clergue-Cazeau, 1972).

## CONCLUSION

Le présent travail apporte un premier ensemble d'informations sur le développement de *E. platycephalus*, jusqu'alors peu connu. Comparée à l'espèce pyrénéenne, étudiée notamment par Despax (1923), Clergue-Cazeau et Beetschen (1966) et Clergue-Gazeau (1972), l'espèce sarde se caractérise par :

- un germe de plus petit diamètre dont l'hémisphère animal est davantage pigmenté;
- une température-seuil plus élevée pour une constante thermique plus faible, à l'état embryonnaire;
- un développement larvaire de durée comparable à celui des populations pyrénéennes de moyenne altitude - 1 000 m - (métamorphose l'année suivant la ponte) mais une maturité sexuelle atteinte, semble-t-il, plus précocement. Seules des études rigoureuses menées parallèlement sur les deux espèces permettront de déterminer la part respective des facteurs génétiques et environnementaux dans les comparaisons effectuées.

Enfin, la persistance des branchies, constatée en élevage chez quelques juvéniles, prend place parmi les cas de néoténie fréquemment rencontrés chez les Urodèles à des degrés divers. Ce problème mériterait d'être repris de façon approfondie afin d'en préciser le déterminisme.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALCHER, M., 1975 paru 1976. L'Urodèle *Euproctus platycephalus* (Gravenhorst, 1829) : répartition géographique et exigences thermiques. *Vie Milieu*, **25** (1C) : 169-179.
- ANGELIER, E. et M.L. ANGELIER, 1968. Observations sur le développement embryonnaire et larvaire de *Rana temporaria* L. (Batracien Anoure). *Ann. Limnol.*, **4** (1) : 113-131.
- BRUNO, S., 1973 paru 1974. Anfibi d'Italia : Caudata (Studi sulla fauna erpetologica italiana XVII). *Natura*, **64** (3, 4) : 209-450.
- CLERGUE-GAZEAU, M. et J.C. BEETSCHEN, 1966. Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées centrales et ariégeoises. *Ann. Limnol.*, **2** (1) : 217-226.
- CLERGUE-GAZEAU, M., 1969. Métamorphose chez les Euproctes épigés placés à l'obscurité de la grotte de Moulis. *Ann. Spéleol.*, **24** (2) : 349-359.
- CLERGUE-GAZEAU, M., 1972. L'Euprocte pyrénéen. Conséquences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Thèse Doct. Sci. Nat., Toulouse* : 136 p.
- DESPAX, R., 1923. Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **51** : 185-440.
- GALLIEN, L. et O. BIDAUD, 1959. Table chronologique du développement chez *Triturus helveticus* Razoumosky. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **84** (1) : 22-32.
- GASSER, F., 1964. Observation sur les stades initiaux du développement de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **89** (4) : 423-428.
- GOUX, L., 1953. Contribution à l'étude biogéographique, écologique et biologique de l'Euprocte de Corse, *Euproctus montanus* (Savi) (Salamandridae). *Vie Milieu*, **4** (1) : 1-36.
- GOUX, L., 1955. Nouvelles observations sur la biogéographie, l'écologie et la biologie de l'Euprocte corse, *Euproctus montanus* (Savi) (Salamandridae). *Vie Milieu*, **6** (3) : 299-317.
- SCORTECCI, G., 1953. Animalia. Edit. Labor, Milano, V. : 1021 p.
- ZEIDLER, C., 1928. Meine Zucht von *Euproctus rusconi*. *Blätter Aquar. u. Terrarienk.*, **39** : 258-259.

Accepté le 27 mars 1979

# PROBLÈMES POSÉS PAR LE MÉTABOLISME DE QUELQUES BACTÉRIES CALCIFIANTES AÉROBIES

## I. Etude d'une association bactérienne halophile productrice d'aragonite, en milieu marin

Cécile BILLY

Géologie Sédimentaire et Micropaléontologie,  
4, place Jussieu, Paris

CALCIFICATION  
ASSOCIATION BACTÉRIENNE  
ARAGONITE  
MILIEUX DE CULTURE  
MILIEU MARIN

**RÉSUMÉ.** — Une association bactérienne calcifiante a été extraite d'un aquarium d'eau de mer et étudiée du point de vue biochimique; elle est protéolytique et ammonifiante. Dans les sédiments, les processus biologiques et physicochimiques de la genèse aragonitique sont liés aux conditions du milieu.

CALCIFICATION  
BACTERIAL ASSOCIATION  
ARAGONITE  
CULTURE MEDIA  
MARINE ENVIRONMENT

**ABSTRACT.** — A calcifying bacterial association was isolated from a marine aquarium and studied for its biochemical properties; proteolysis and ammonification are among its features. In sediments, biological and physicochemical processes of aragonitic genesis are conditioned by the environment.

Le carbonate de calcium cristallise dans la nature essentiellement sous trois formes : vaterite très instable, aragonite métastable, calcite stable. Ces trois variétés adoptent respectivement les systèmes hexagonal, orthorhombique et rhomboédrique.

En raison de son état instable, la vaterite est à peu près absente des sédiments. La précipitation calcaire se fait préférentiellement sous forme d'aragonite dans les milieux marins, de calcite dans les milieux limniques. Nous aborderons dans une première partie l'étude d'une association bactérienne halophile productrice d'aragonite, réservant pour une deuxième partie une étude parallèle sur quelques microorganismes producteurs de calcite en milieu limnique.

Les traités de systématique bactérienne ne mentionnent guère, parmi les caractères taxonomiques, l'aptitude de certains germes à précipiter le carbonate de calcium. Cette propriété n'est certes pas un élément de classification; elle est même considérée actuellement

comme banale et très répandue. Les premières données biochimiques relatives à la précipitation du carbonate de calcium ont été formulées par Kellermann et Smith (1914) à propos du *Pseudomonas calcis* de Drew. Ce germe et le *Ps. precipitans* de Molisch (1925) font partie, dans la 8<sup>e</sup> édition Bergey (1974), des Pseudomonadacées *incertae sedis*.

En 1963, Greenfield a mesuré le CO<sub>2</sub> et le NH<sub>3</sub> dégagés lors de la croissance d'un *Pseudomonas* marin calcifiant. Mais on ignore encore le degré de participation des microorganismes dans les réactions qui aboutissent à la cristallisation du carbonate de calcium : on ne sait pas, par exemple, si les Bactéries spécifiques ne font qu'amorcer le processus ou si elles le réalisent totalement.

Nous rassemblons et complétons ici les résultats obtenus lors de l'étude d'une association bactérienne marine extraite d'un aquarium d'eau de mer (Billy et coll., 1976). Nous mentionnons l'influence que peut avoir le

milieu sur la croissance et la morphologie des éléments de l'association et des cristaux de carbonate obtenus en culture sous forme d'aragonite.

## TECHNIQUE

Les milieux sélectifs utilisés pour l'étude de l'association ont la composition suivante :

peptone . . . . .	0,1
extrait de levure . . . . .	0,1
MgSO <sub>4</sub> . . . . .	0,12
acétate de calcium . . . . .	0,04
citrate de sodium . . . . .	0,1
extrait d'Algues marines . . . . .	5 ml
eau de mer . . . . .	95 ml

Pour les teneurs du milieu en calcium et en magnésium, il a été tenu compte des résultats de diverses analyses chimiques de l'eau de mer, en moyenne 0,04 % de Ca et 0,129 % de Mg.

L'extrait d'Algues s'obtient par décoction pendant 30 min. de 50 g de *Fucus* ou d'*Ulva* dans un litre d'eau de mer, le liquide est filtré puis stérilisé.

L'ajustement du pH du milieu à 7,5 se fait au moyen d'une solution de Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> à 5 %.

Le milieu est utilisé sous forme liquide, ou solide gélosé à 1,5 %. Après filtration, il est stérilisé 20 min. à 110°.

## RÉSULTATS

L'association marine qui a été extraite d'un aquarium d'eau de mer est composée d'un *Vibrio* et d'un *Achromobacter* cultivant à température ambiante avec un optimum de 26 à 28°.

Dans les colonies formées sur milieu gélosé, le vibron n'est pas calcifiant, il occupe surtout le liseré externe, souvent dentelé, alors que les cristaux d'aragonite, souvent sphériques, sont au centre, là où sont plus spécialement les *Achromobacter* (Fig. 1).

1) Le vibron a été isolé, soit par augmentation de la quantité de magnésium dans le milieu de culture, soit par modification de la salinité. Euryhalin, il supporte soit une addition de 10% de NaCl, soit un passage direct dans un milieu préparé à l'eau distillée.

Le vibron est un germe de petite taille, 0,3 µm × 0,8 µm, anaérobie facultatif, à Gram négatif, incurvé, mobile au moyen d'un cil polaire. Il alcalinise fortement les milieux. Le test sur le Rouge de méthyle est négatif. Il liquéfie lentement la gélatine et la cervelle, mais n'a d'action ni sur le lait ni sur l'urée; il n'utilise pas les citrates, possède une catalase, réduit rapidement les nitrates. Les cultures sur glucides en eau peptonée

sont abondantes, mais l'acidification opérée par voie oxydative y est masquée par la production de composés alcalins d'odeur assez fétide. Les tests indole, acétoïne, lécithinase, hémolysine sont négatifs.

2) L'*Achromobacter* a été surtout étudié à travers l'association, car il n'a pu être isolé que de façon précaire, livrant chaque fois des formes allongées et vieilles, douées d'une faible activité.

On peut le rendre prédominant en ajoutant du (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> ou en augmentant la quantité de citrate trisodique dans les milieux qui contiennent de l'acétate de calcium. Il a pu être isolé moyennant ces conditions et par addition simultanée de filtrat, sur Millipore, d'une culture de vibrons âgée de 48 heures. Un tube de 5 ml de culture reçoit 3 gouttes de filtrat, une boîte de Petri pourvue d'un milieu solide gélosé en reçoit 0,5 ml. Les colonies isolées alors sont blanches et opaques; elles sont étalées et très muqueuses, leur diamètre atteint parfois plus de 10 mm. Les germes demeurent mobiles mais vieillissent prématurément en s'allongeant de façon démesurée; ils retrouvent leur taille normale lorsqu'ils se trouvent à nouveau en présence des vibrons.

Dans l'association, l'*Achromobacter* est un bâtonnet aérobie strict de 0,5 µm × 1,2 µm environ, à Gram négatif; sa ciliature est péritriche; il n'est pas pigmenté, n'agit ni sur le lait ni sur l'urée, ne produit ni indole ni acétoïne, ne possède ni hémolysine ni lécithinase, mais alcalinise fortement les citrates. Les actions catalasique et protéolytique sont nettement plus intenses que chez le vibron isolé. Sténohalin, l'*Achromobacter* supporte un supplément de NaCl mais absolument pas l'absence de sel. Des antibiogrammes ont été pratiqués sur les germes de l'association; il en ressort une nette sensibilité à la pénicilline et à l'ampicilline.

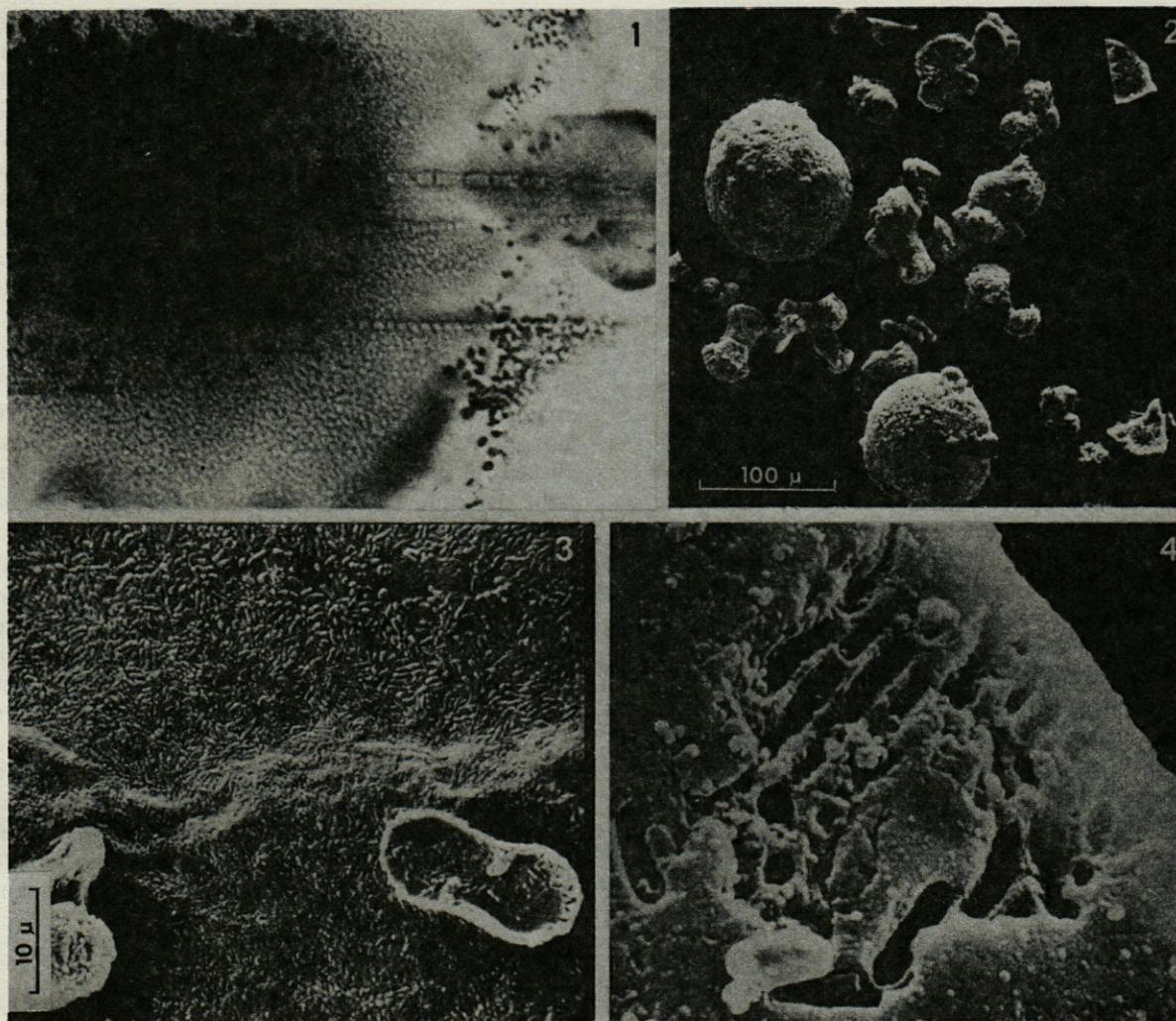
En raison de l'insuffisance des informations biochimiques, il n'est pas question de chercher à introduire ces deux germes dans la nomenclature systématique; l'isolement est trop précaire pour justifier des déterminations spécifiques.

L'association s'est trouvée liée à la présence d'un Rhizopode *Trichosphaerium* sp. dans un aquarium destiné à l'élevage de Foraminifères, ceci dans chacun des trois échantillons examinés entre 1973 et 1976.

## INFLUENCE DU MILIEU

Dans les cultures, la composition chimique du milieu influe sur les croissances bactérienne et cristalline.

1) Ainsi qu'il a été dit plus haut à propos des caractéristiques biochimiques des éléments de l'association, dans les milieux sucrés peptonés, l'alcalinisation masque l'acidification produite par le catabolisme des glucides. La présence simultanée de glucides et de peptone donne lieu au dégagement d'une odeur assez fétide par accu-



## PLANCHE I

1, Colonies d'association *Vibrio-Achromobacter* sur milieu solide préparé à l'eau de mer. Le liseré externe, légèrement dentelé est toujours dépourvu de cristaux. 2, quelques formes de cristaux d'aragonite obtenus sur milieu gélosé (MEB microscope électronique à balayage) (Laboratoire Micropaléontologie, cliché Ph. Blanc). 3, surface d'un milieu gélosé montrant les relations étroites qui existent entre les cristaux et les Bactéries (cliché Ph. Blanc). 4, empreintes de cellules d'*Achromobacter* dans un cristal d'aragonite âgé et érodé (cliché Ph. Blanc).

*Associated colonies Vibrio-Achromobacter on a sea-water agar medium. The external edge, slightly indented, is always devoid of crystals. 2, a few aragonitic forms obtained on agar medium. 3, surface of an agar medium showing the tight relations which exist between crystals and bacteria. 4, Impresses of Achromobacter cells in an old and eroded aragonite crystal.*

mulation de produits ammoniacués. Les vibrions s'assemblent en formations spirillaires, les *Achromobacter* subissent un phénomène de turgescence, ils prennent la forme de navettes; le pH est stabilisé à 7 - 7,5. Dans un milieu pourvu d'une source d'azote mais dépourvu de glucides, le pH s'élève couramment à 8 - 8,5. Dans les milieux sucrés où le 1% de peptone est remplacé par 0,1% d'extrait de levure, l'acidification est modérée (on sait en effet que les bactéries oxydatives libèrent moins de catabolites que les bactéries fermentatives), le pH descend ici environ à 5,5 - 6.

2) Dans le milieu sélectif initialement utilisé (cf. p. 166), l'addition de carbonate d'ammonium provoque

un accroissement sensible du nombre des *Achromobacter*, mais en même temps un vieillissement prématuré : les éléments cellulaires s'allongent et s'amincissent, leurs mouvements deviennent onduleux. Dans un milieu agité, non stérile, un apport de 0,05% de ce même carbonate ( $\text{NH}_4\text{CO}_3$ ) a provoqué la formation d'un complexe qui a été analysé comme  $\text{PO}_4\text{NH}_4\text{Mg}, 6 \text{H}_2\text{O}$ . Molisch (1925) avait déjà observé ce type de cristallisation en ajoutant de la chair de Poisson putréfiée à un milieu marin dans l'étude du *Pseudomonas calciprecipitans*; Shinano et Sakai (1975) ont également obtenu ce composé par addition de différentes quantités de sels de magnésium à des cultures de germes marins calcifiants.

3) Les sels minéraux fournis en surplus aux milieux – que ce soit des phosphates, des carbonates ou des sulfates – sont le plus souvent nuisibles. C'est ainsi que l'addition de sulfate de calcium aux doses de 0,05 et 0,1% gêne la production d'aragonite, surtout lorsque le citrate trisodique est absent : des cristallisations tout à fait étrangères s'organisent, la calcification est perturbée.

4) Le citrate trisodique favorise la croissance des *Achromobacter* car ceux-ci sont seuls à l'utiliser dans l'association. La dose de 0,5 à 1% était la quantité initialement employée dans les milieux. Un apport de 2% semble être la dose optimale : les vibrions ne disparaissent cependant pas complètement, mais les formes cristallines fibro-radiées sphériques voient leur nombre et leur diamètre augmenter de façon sensible. Si l'on fait passer la quantité de citrate de 2 à 5%, par contre le nombre et la taille des éléments sphériques régressent ; en même temps, des précipités, dont la nature n'a pas été déterminée, envahissent les colonies tandis que les vibrions reprennent une nette prééminence. Dans le cas où la quantité de citrate est portée à 10%, l'association ne produit plus d'aragonite. L'excès de citrate n'abolit pas l'activité bactérienne, mais le métabolisme est provisoirement perturbé ; réensemencée sur un milieu citraté à 2%, l'association produit à nouveau des sphères aragonitiques de grand diamètre.

## CONCLUSION

Dans les divers travaux relatifs à la précipitation expérimentale de  $\text{CaCO}_3$ , les cristaux d'aragonite ont été maintes fois reconnus – surtout en eau de mer –, que les cristallisations aient été obtenues par voie physicochimique ou par voie bactérienne. Et toujours, les auteurs ont constaté une certaine diversité de formes : cristaux sphériques, en oursins, en pinceaux, en faisceaux et en haltères... (Callame et Dupuis, 1972, Dragone et coll., 1974, Mac Callum et Guhathakurta, 1970...) (et ici fig. 2). On est tenté aussi de faire un rapprochement entre l'association bactérienne étudiée ici et les éléments cellulaires – Pseudomonadacées et formes vibronnaires – décelés par Mac Callum et Guhathakurta (1970) dans les sédiments des Bahamas.

Krumbein (1974) a donné une illustration d'aiguilles d'aragonite faisant corps avec des cellules bactériennes qui sont cultivées dans un milieu d'eau de mer bien pourvu en matières organiques.

De fait, les clichés obtenus ici au M.E.B. (Fig. 3 et 4) rendent bien compte de l'intrication qui existe entre bactéries et cristaux. D'assez nombreux auteurs regardent la précipitation d'aragonite dans les sédiments comme résultant d'une succession de réactions tant biochimiques que physicochimiques. L'hypothèse est plausible. La dégradation des substances protéiques et autres matières organiques est le résultat de réactions enzymatiques qui mènent à  $\text{CO}_2$  et  $\text{NH}_3$ , ce catabolisme pouvant d'ailleurs être l'œuvre de bactéries simplement protéoly-

tiques et ammonifiantes (Baier, 1937 cité par Senez, 1949) non spécifiques de la calcification.  $\text{CO}_2$  est lui-même un catabolite bactérien tout à fait banal. Greenfield (1963) a pu mesurer chez une Pseudomonadacée calcifiante halophile la chute, puis la remontée du pH lors du dégagement de  $\text{CO}_2$ , puis de  $\text{NH}_3$ . Si, avec cet auteur, on admet qu'il existe dans un stade ultérieur un complexe à base d'ammoniaque et de calcium, on ne sait pas encore comment ce composé présumé peut prendre naissance, c'est-à-dire s'il procède d'une activité bactérienne, d'un chimisme passif ou s'il résulte des deux.

Dans cette optique, il a paru intéressant de chercher à savoir si l'anhydrase carbonique, qui joue souvent un si grand rôle dans les règnes animal et végétal, intervenait dans le mécanisme de la calcification. Les différents tests effectués amènent à penser que l'anhydrase ne fait pas partie de l'équipement enzymatique de l'association halophile (Billy et coll., 1979).

La question reste donc posée de savoir par quel mécanisme peut s'opérer la calcification. Nous avons évoqué ailleurs (Billy et Blanc, 1977) la participation des processus chimiques dans la diagénèse qui affecte d'anciennes cultures marines (transformation de l'aragonite en sa variété stable la calcite, et du carbonate de calcium en sulfate de calcium sous forme de gypse). Ces phénomènes tardifs ne renseignent pas sur le fond du problème et l'on peut s'en tenir actuellement à l'idée que dans la nature comme dans l'expérimentation les processus biologiques et physicochimiques peuvent se remplacer, se relayer, voire coexister selon les modifications des conditions du milieu.

## BIBLIOGRAPHIE

- BERGEY, M., 1974. Manual of determinative Bacteriology. 8th edition.
- BILLY, C., Ph. BLANC et A. ROUVILLOIS, 1976. Synthèse d'aragonite en milieu marin par voie bactérienne. *Ann. Inst. Océanogr.*, **52** (2) : 231-239.
- BILLY, C., et Ph. BLANC, 1977. Application du M.E.B. à la cristallogénèse bactérienne d'aragonite et de calcite. *Trav. Lab. Micropaléont.* : 171-187.
- BILLY, C., J. FOURNIE, P. CARPENTIER et M. CHETAIL, 1979. Bactéries calcifiantes et anhydrase carbonique. *C.R. Hebd. séances Acad. Sci., Sér. D., Sci. Nat.*, **288** : 1687-1690.
- CALLAME, B. et J. DUPUIS, 1972. Sur la précipitation d'aragonite à partir des eaux intertidales de la pointe d'Arçay (Vendée). *C.R. hebd. séances Acad. Sci., Sér. D., Sci. Nat.*, **274** : 675-677.
- DRAGONE, D., F. DUVAL, J. GARREAU, A. GIROU, L. HUMBERT, C. JACQUIN et H. ROQUES, 1975. Genèse expérimentale et naturelle des carbonates de calcium. Mise au point sur les connaissances actuelles. *Ann. Spéléol.*, **30** (4) : 629-641.
- GREENFIELD, L.J., 1963. Metabolism and concentration of calcium and magnesium and precipitation of calcium carbonate by a marine bacterium. *Ann. N.-Y. Acad. Sci.*, **109** : 23-45.

- KELLERMANN, K.F. et N.R. SMITH, 1914. Bacterial precipitation of calcium carbonate. *J. Wash. Acad. Sci.*, **4** : 400.
- KRUMBEIN, W.E., 1974. On the precipitation of aragonite on the surface of marine bacteria. *Naturwissenschaften*, **61** (4) : 167.
- MAC CALLUM, M.F. et K. GUHATHAKURTA, 1970. The precipitation of calcium carbonate from Seawater by bacteria isolated from Bahama Bank Sediments. *J. Appl. Bacteriol.*, **33** : 649-655.
- MOLISCH, H., 1925. Ueber Kalkbakterien und andere Kalkfällende Pilze. *Zentbl. Bakt. Parasitkde*, II, **65** : 130-139.
- SENEZ, J., 1949. Bactéries anaérobies des sédiments marins. *Ann. Inst. Pasteur Paris*, **77** : 512-536.
- SHINANO, H. et M. SAKAI, 1975. Effect of magnesium ion concentration on the types of crystals deposited by marine bacteria in sea water. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **41** (8) : 913.

Accepté le 14 avril 1979.



# PROBLÈMES POSÉS PAR LE MÉTABOLISME DE QUELQUES BACTÉRIES CALCIFIANTES AÉROBIES

## II. Etude de Bactéries productrices de calcite en milieu limnique

Cécile BILLY

Géologie Sédimentaire et Micropaléontologie  
4, place Jussieu, Paris

BACTÉRIES CALCIFIANTES  
CALCITE  
MILIEUX DE CULTURE  
COURBES DE CROISSANCE  
MILIEU LIMNIQUE

CALCIFYING BACTERIA  
CALCITE  
CULTURE MEDIA  
GROWTH CURVES  
LIMNIC ENVIRONMENT

**RÉSUMÉ.** – Des tests biochimiques ont été effectués sur des Bactéries calcifiantes dulçaquicoles d'origines diverses. La composition et la concentration du milieu influent sur le métabolisme bactérien et sur la cristallogénèse. Comme pour l'aragonite, la genèse sédimentaire de la calcite est soumise à des facteurs biologiques et physicochimiques.

**ABSTRACT.** – Biochemical tests were made about limnic calcifying Bacteria isolated from different places. Bacterial metabolism and cristallogenesis are influenced by the composition and the concentration of the medium. As for aragonite, the sedimentary calcitic genesis is conditioned by biological and physicochemical factors.

Dans la première partie de cette étude consacrée à certains aspects de la calcification en milieu marin, nous avons pu constater que l'aragonite est produite en culture sous l'influence d'une association de deux Bactéries halophiles. Nous abordons dans une deuxième partie les problèmes soulevés par la calcification en milieu limnique.

Les Bactéries capables de précipiter le carbonate de calcium sont extrêmement répandues dans le milieu terrestre et limnique. Au cours de l'étude de la calcification, de nombreuses prises d'échantillons nous ont permis de constater une présence quasi permanente de Bactéries dotées d'un pouvoir calcifiant, même là où on n'en aurait pas soupçonné l'existence : dans un sable essentiellement caractérisé par l'oxydation du manganèse, sur des efflorescences non calcaires en surface de terres végétales, sur des grès altérés, ...

L'étude bactériologique de la calcification actuelle continentale peut être reproduite expérimentalement sur

des milieux de culture semi synthétiques dont la composition est voisine de celle des milieux marins déjà vus (cf. 1<sup>re</sup> partie).

### TECHNIQUES

Les milieux sélectifs sont composés de :

peptone . . . . .	0,1
extrait de levure . . . . .	0,1
acétate de calcium . . . . .	0,1
MgSO <sub>4</sub> . . . . .	0,05
(et pour les germes qui l'utilisent) :	
citrate trisodique . . . . .	0,1
eau de robinet . . . . .	100 ml

Si besoin est (notamment lors de l'emploi d'eau distillée au lieu d'eau de robinet) le pH est ajusté à 7 - 7,5 au moyen d'une solution aqueuse de Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> à 5%. Le

rapport Ca/Mg est à peu près l'inverse de ce qu'il est en eau de mer, selon les données rapportées par Zo Bell (1963) sur la répartition de ces ions en eau de mer, eau de rivière, eau de lac.

Le milieu est filtré puis stérilisé 20 min. à 110°. Il est préparé soit sous forme liquide (tubes ou fioles d'Erlenmeyer), soit sous forme solide, gélosée à 1,5% (boîtes de Petri, géloses inclinées, géloses profondes).

5% de l'eau de préparation peut être remplacée par de l'extrait de Bryophyte (obtenu par décoction pendant 30 min. de 100 g de mousse dans un litre d'eau) : l'extrait favorise notamment la culture des *Pseudomonas* isolés des tufs à mousse.

## RÉSULTATS

1) Un Bacille et une Pseudomonadacée vivant originellement en symbiose ont été à diverses reprises extraits d'échantillons calcaires : un travertin à sureau et plusieurs tufs à mousses (Adolphe et Billy, 1974, Billy, 1975).

Le Bacille sporulé anaérobie facultatif, à Gram positif, a été isolé grâce à sa thermorésistance de 5 min. à 80°; il a été identifié à l'Institut Pasteur par H. de Barjac comme *Bacillus cereus*; possédant hémolyse, lécithinase, lipase, il produit de l'acétoïne, réduit les nitrates en nitrites et est un protéolytique actif sur la gélatine et le sérum albumine; il utilise certains glucides, le test Rouge de méthyle est positif.

Nous avons cultivé ce Bacille dans le milieu sélectif renfermant de l'acétate de calcium, il n'y produit pas de calcite mais il y sporule abondamment; ses colonies sur gélose, très découpées et dendritiques, constituent essentiellement la bordure externe de l'association, zone dépourvue de toute cristallinisation.

Le *Pseudomonas* est un petit germe d'environ  $0,4\mu\text{m} \times 1,2\mu\text{m}$ ; il ne prend pas le Gram, il est mobile grâce à une ciliature pérित्रиче; c'est un aérobie strict qui possède une catalase, mais pas d'uréase; il ne produit ni acétoïne ni indole; il peptonise le lait, hydrolyse la gélatine et le sérum albumine, mais n'est ni hémolytique ni lécithinasique. C'est un germe essentiellement alcalinisant, le test Rouge de méthyle est négatif. Il cultive à température ordinaire, l'optimum étant de 26 à 28°. Les cultures sur glucides en eau peptonée sont abondantes; l'acidification opérée par voie oxydative y est masquée par la production de composés alcalins d'odeur assez fétide. La présence simultanée de glucides et de peptides se traduit par une stabilisation du pH à 7 - 7,5, alors que, sans glucides, le pH s'élève couramment à 8 - 8,5 et plus sur un milieu pourvu d'une source d'azote organique. Dans les milieux sucrés où la peptone est remplacée par 0,1% d'extrait de levure, l'acidification est comme en eau de mer, modérée, le pH s'abaisse à 5,5 - 6.

Certaines souches de *B. cereus* peuvent oxyder le fer et le manganèse, notamment dans la production des dendrites que nous avons étudiées (Billy et Cailleux, 1968 et 1969). Ici, dans l'association, seul le *Pseudomonas* est oxydant : sur un milieu de Mulder (1972), les colonies sont brunies par formation de précipités de  $\text{MnO}_2$ , mais il n'y a pas production dendritique puisque le germe n'est pas sporulé.

Les citrates ne sont utilisés que par le *Pseudomonas* dont ils favorisent la croissance. Cette propriété a été exploitée pour la séparation des deux germes; les cultures du *Pseudomonas* sont positives et alcalinisées sur milieu de Simmons.

Des cristaux rhomboédriques de calcite apparaissent rapidement dans les milieux ensemencés : d'abord punctiformes, ils sont déjà bien constitués en 24 à 36 heures. Dans l'association, ils sont assez peu visibles sur géloses, car le Bacille est souvent envahissant. Les cultures du *Pseudomonas* isolé, par contre, fournissent des colonies claires et limpides au centre desquelles se groupent les cristaux de forme souvent allongée et de grande taille (Fig. 1). On peut observer ces derniers par transparence dans les cultures sur Petri en prenant soin de retourner les boîtes pour les examens en lumière naturelle, ou en lumière analysée et polarisée. Dans les tubes de géloses profondes, les cristaux sont exclusivement liés à la zone superficielle, accompagnant les germes qui vivent en aérobie.

Le *Pseudomonas* n'est guère résistant; il ne supporte pas un chauffage de 2 min. à 80 °C. Sa longévité est de quelques mois.

Les colonies sur gélose sont muqueuses et légèrement pigmentées en jaune; le pigment diffuse dans le milieu, y montrant des irisations par transparence. De semblables chatoyements ont été notés chez un autre *Pseudomonas* calcifiant non utilisateur de citrates, provenant de la grotte de Font de Gaume (Dordogne), mais jamais chez les Bacilles, *Achromobacter* ni Vibrions décelés dans les phénomènes de calcification.

Le *cereus* réduit les nitrates en nitrites. Le *Pseudomonas* poursuit la dénitrification jusqu'au stade  $\text{NH}_3^+$ , probablement utilisé ensuite pour la formation de complexes calco-ammoniacaux (Greenfield, 1963); le pH final est nettement alcalin sur milieux nitrates même dépourvus de peptone ou d'une source quelconque d'azote organique.

Le *Pseudomonas* n'est ni cellulolytique ni pectinolytique. Il n'est pas non plus chitinolytique. Mais les produits livrés par les Laboratoires sous le nom de chitine  $\text{C}_{30}\text{H}_{50}\text{O}_{19}\text{N}_4$  peuvent être encore imprégnés de calcaire : dans ce cas il est remarquable de constater que dans des milieux additionnés de chitine colloïdale - préparée selon la formule indiquée par Brisou et coll. (1964) - le carbonate résiduel, seule source de calcium du milieu, est utilisé et précipité en calcite cristallisée, par action bactérienne.

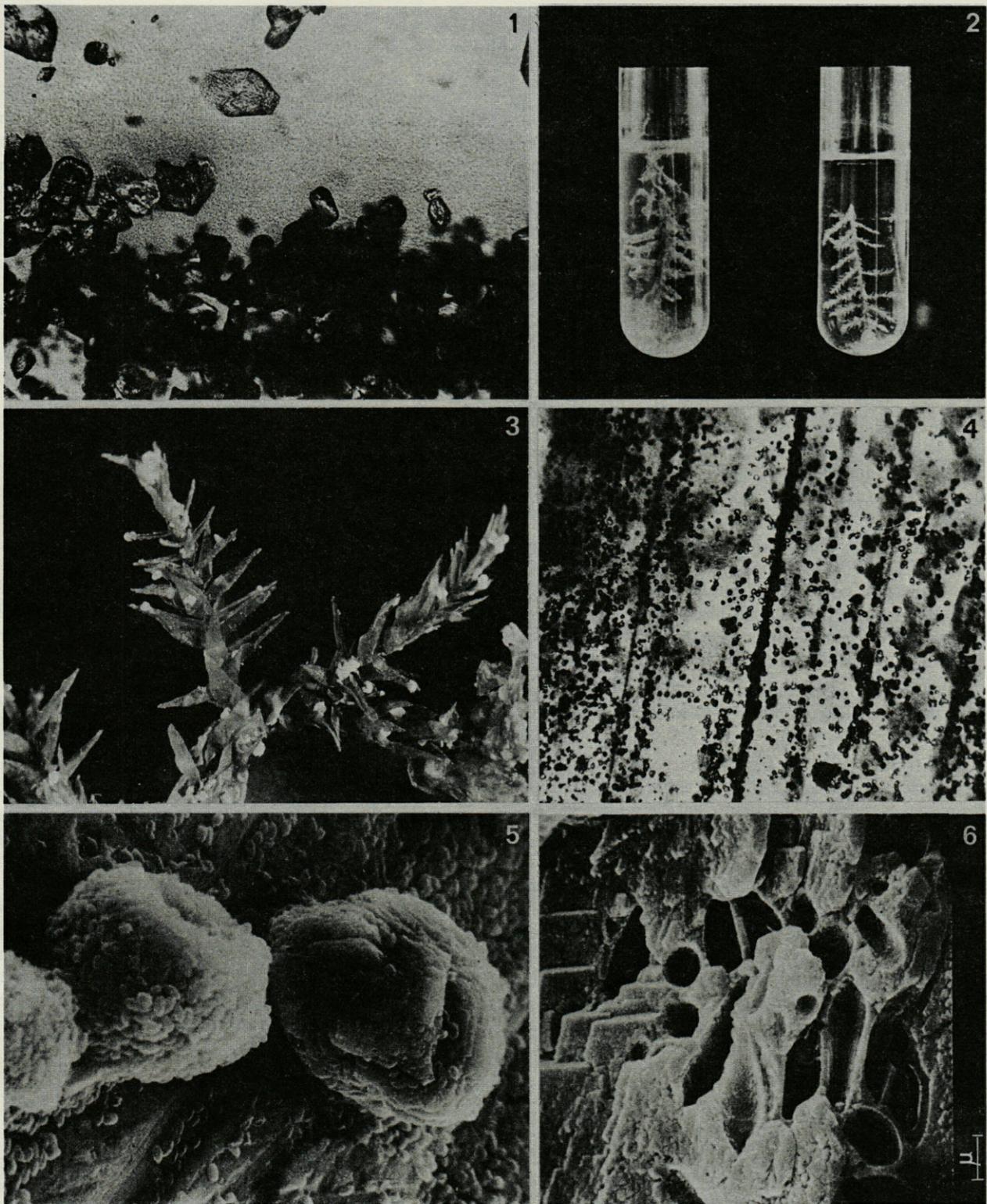


PLANCHE I

1, cristaux de calcite d'une culture de *Pseudomonas fluorescens*. 2, a) culture d'association de *B. cereus* + *Ps. fluorescens* dans un milieu liquide pourvu d'une tige de *Calliergonella cuspidata*; b) culture de *B. cereus* dans les mêmes conditions. On remarque ici l'adhérence très nette sur la tige de *C. cuspidata* (cliché O. Faÿ, Faculté des Sciences). 3, tige de *C. cuspidata* extraite d'un tube d'une culture desséchée dans lequel s'était développée l'association *cereus-fluorescens*. Les grains sont formés par l'ensemble de Bactéries et de cristaux de calcite (cliché J. Pévrier). 4, cristaux de calcite dans une colonie de *Bacillus brevis*. 5, cristaux dans une culture de *B. brevis*; de nombreux spores sont visibles (MEB, Laboratoire de Micropaléontologie, cliché Ph. Blanc). 6, empreintes de Bactéries sporulées dans un cristal rhomboédrique d'une culture de travertin (MEB - id. - Cliché Ph. Blanc).

1, calcite crystals in a culture of *Pseudomonas fluorescens*. 2, a) culture of *Bacillus cereus* + *Ps. fluorescens* in a liquid medium supplied with a stem of *Calliergonella cuspidata*; b) culture *B. cereus* in the same way. 3, *C. cuspidata* stem extracted from a tube of a dessicated culture in which the association *cereus-fluorescens* had grown. The grains are formed jointly by bacteria and calcite crystals. 4, calcite crystals in a colony of *B. brevis*. 5, crystals in a *B. brevis* culture; many spores are visible. 6, Impresses of sporulated bacteria in a rhomboedrical crystal of a travertine culture.

Une analyse par Rayons X, faite au Laboratoire, a révélé que le magnésium entre pour 6 à 7% dans la composition des cristaux de calcite; il trouve peut-être, au moins partiellement, son origine dans le cytoplasme des mousses incrustantes. Les cultures sur milieux à la chlorophylle sont positives, mais le germe ne possède apparemment pas de chlorophyllase.

L'adhérence *in vitro* des cristaux et Bactéries sur un support végétal, en l'occurrence une tige feuillée de Bryophyte *Calliergonella cuspidata* est le seul exemple que nous ayons observé jusqu'à présent dans l'étude des microorganismes calcifiants (Fig. 2). Cette adhérence subsiste si l'on remplace le fragment stérile de Bryophyte par une tige herbacée, voire par une portion d'Algue marine dans les cultures adaptées à l'eau de mer; elle est visible après l'évaporation en quelques mois d'une culture en milieu liquide; les grains accrochés sur les tiges semblent être la préfiguration de l'incrustation des tufs naturels (Fig. 3).

Des dépôts blanchâtres ont été observés aussi sur les concrétions originelles laissées à sec dans des tubes ou introduites dans les milieux pauvres (à sels minéraux) destinés à la culture d'algues. Les dépôts se sont faits directement sur les fragments de mousses ou sur les protonémas qui en étaient issus.

Nous verrons ultérieurement que le *Pseudomonas* est euryhalin et s'adapte d'emblée aux milieux Ca-Mg préparés à l'eau de mer.

Les résultats des tests biochimiques pratiqués sur le *Pseudomonas* isolé des tufs à mousses permettent de considérer ce dernier comme une variété de *Ps. fluorescens*.

2) Un autre *Pseudomonas*, également du type *fluorescens*, légèrement pigmenté en jaune comme le précédent mais n'utilisant pas les citrates a été isolé d'un échantillon récolté dans la grotte de Font de Gaume (Dordogne). Ici, germes et cristaux n'adhèrent pas aux fragments végétaux introduits dans les milieux.

Les mêmes grands rhomboèdres caractéristiques de ces *Pseudomonas* (cf., p. 5 et Fig. 1) ont été trouvés dans un échantillon de sable-filtre, et dans certains travertins de l'Himalaya (mission Bassoulet-Fort, 1976).

3) Le type bactérien que nous avons le plus fréquemment isolé d'échantillons calcaires appartient au genre sporulé *Bacillus*. C'est ainsi qu'à neuf reprises, dans les grottes de Lascaux et Font de Gaume, *B. brevis* s'est montré apte à utiliser les sels de calcium du milieu, les transformant en carbonates. A la différence de la cristallisation opérée par le *Pseudomonas*, l'action des bacilles se reconnaît à la production de cristaux plutôt petits et assez émoussés (Fig. 4 et Fig. 5).

Le même type de Bacille a été isolé de stalactites actuelles formées à l'air libre, de travertins himalayens (Fig. 6), de séries sahariennes gréseuses recouvertes de concrétions calcaires en « chou-fleur ». Certaines souches de *B. cereus* précipitent le carbonate de calcium.

4) Diverses Bactéries pigmentées calcifiantes ont été extraites de calcins qui recouvrent des grès sahariens du

Tassili : des colonies de *Micrococcus roseus* sont colorées en rose; de petits bâtonnets minces et mobiles à Gram négatif ont un pigment jaune; des éléments cellulaires trapus et ovoïdes, également à Gram négatif, fournissent une teinte orange à d'autres colonies; l'étude systématique de ces Bactéries n'a pas été entreprise.

Des antibiogrammes ont été pratiqués sur quelques Bactéries calcifiantes isolées : les bacilles sont sensibles aux macrolides (spiramycine, érythromycine, rifomycine), les *Pseudomonas* le sont essentiellement à la kanamycine. Ces antibiotiques ont été testés au cours d'une étude entreprise sur la calcification des grottes de Lascaux et de Font de Gaume (Billy et Chalvignac, 1976).

## INFLUENCE DU MILIEU

### 1. Adaptation à l'eau de mer

L'*Achromobacter* marin calcifiant précédemment étudié (cf. I) ne s'adaptait pas aux milieux d'eau douce; seul le vibron (non calcifiant) qui lui était associé supportait la privation de chlorure de sodium. Des essais inverses ont été entrepris ici pour une adaptation aux milieux salés. Le *Pseudomonas* des tufs à mousses transféré en eau de mer précipite le calcaire non à l'état de calcite mais en un mélange aragonite-calcite. Le bâtonnet à pigment jaune des calcins de Sefar au Tassili s'adapte de la même façon aux milieux salés. Toutefois on se rend rapidement compte que cette adaptation n'est que momentanée. Les cristaux, mi-calcite mi-aragonite, diminuent de taille lors des repiquages successifs et finissent par disparaître des cultures. Cette perte peut n'être que temporaire : les germes retrouvent en effet leur pouvoir calcifiant lorsqu'ils sont transférés à nouveau dans leur milieu originel. Les Bacilles - celui de Lascaux par exemple - perdent dès leur premier passage en eau de mer leur aptitude à cristalliser; ils la récupèrent dès qu'ils se retrouvent en eau douce.

### 2. Addition de carbonate d'ammonium

Il faut distinguer plusieurs cas :

a) en eau douce, la présence de  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$  dans le milieu est souvent bénéfique : lorsqu'on ajoute 0,5% ou mieux 1% de ce carbonate, on constate une nette amélioration de la cristallisation et une amélioration du nombre et de la taille des cristaux;

b) en eau douce également, on peut utiliser des milieux pauvres dépourvus de peptone, dans lesquels les Bactéries se développent sans pouvoir précipiter le carbonate de calcium. Si on ajoute extemporanément à de tels milieux une solution stérile à 5% de  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ , on n'observe pas de cristallisation; on constate uniquement l'apparition de sels inactifs sur la lumière polarisée;

c) dans les milieux marins, un complexe à base de calcium et d'ammoniaque a été pressenti comme terme

intermédiaire dans les réactions qui mènent du catabolisme bactérien à la production d'aragonite (Greenfield, 1963).

L'addition d'une solution de  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$  à une culture de Bacille qui perd sa fonction calcifiante en eau de mer (cf. ci-dessus) devait donc être tentée. Nous avons constaté ici qu'une telle addition est inefficace.

Utilité d'une part, inutilité d'autre part : l'inhibition en eau de mer joue probablement à un stade précoce du métabolisme bactérien, stade antérieur à la formation du « complexe » présumé. Le carbonate d'ammonium élève le pH du milieu et favorise la cristallisation, mais sa présence ne suffit pas à déclencher la calcification. C'est la différence qu'il faut souligner vis-à-vis du processus d'oxydation du manganèse. La précipitation de  $\text{MnO}_2$ , on le sait, peut se produire à un pH élevé sans intervention biologique (fait rappelé par Mulder, 1972).

### 3. Sels divers

Qu'ils soient minéraux ou organiques, les sels en excès dans un milieu y provoquent des précipitations de composés inactifs sur la lumière polarisée, ceci souvent aux dépens de la formation du  $\text{CaCO}_3$ . Les sulfates et les chlorures empêchent le développement normal des cristaux, les phosphates paraissent même inhiber la calcification.

En règle générale, utilisés dans des proportions convenables, les sels organiques sont à préférer aux sels minéraux.

## CROISSANCE BACTÉRIENNE ET CRISTALLISATION

Des dilutions de culture du *B. brevis* calcifiant ont servi à établir une relation entre les taux de croissance et la cristallisation; elles ont été étudiées parallèlement dans les milieux liquides et les milieux solides.

1) Les courbes de croissance tracées en données semi-logarithmiques correspondent à des cultures en milieu liquide diluées de 10 en 10 : deux séries d'essais ont été pratiquées à partir d'un ml d'ensemencement dans 5 ml de milieu : la première en cultures agitées dans les cuves du biophotomètre enregistreur de Bonnet et Maury. Nous n'en avons pas retenu les tracés en raison de quelques irrégularités des conditions de température, celle-ci s'étant élevée en cours d'expériences. La deuxième série correspond aux courbes ci-dessous (Tabl. I). Les données ponctuelles sont le fait de prélèvements échelonnés entre 6 h et 76 h dans des cultures liquides non agitées, à la température de 20° (ce qui explique la durée de l'expérimentation). Les mesures sont faites au photomètre Jobin et Yvon : les courbes font ressortir l'allongement de la phase de latence avec le degré de dilution; en fin de croissance par contre

TABLEAU I

Croissance bactérienne en milieu liquide à 20 °C en fonction de la concentration. Les mesures ont été prises au photocolorimètre Jobin et Yvon  $\lambda = 650 \text{ \AA}$ .

*Bacterial growth in liquid medium at 20 °C, in function of concentration. The measurements were made with Jobin-Yvon photocolorimeter,  $\lambda = 650 \text{ \AA}$ , optical densities, time in hours.*

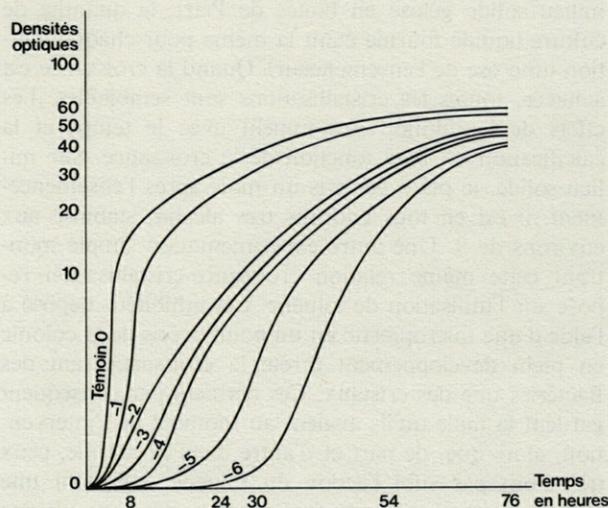


TABLEAU II

Croissance des colonies (a) et des cristaux de calcite (b) sur milieu gélosé, à 20 °C, en fonction de la concentration

- ++ croissance achevée
- + croissance moyenne
- ± croissance encore peu affirmée
- \* stade initial de la formation des colonies.

*Growth of colonies (a) and calcite crystals (b) on agar medium, at 20 °C, in function of concentration.*

Temps en heures	Dilutions							
	0	10 <sup>-1</sup>	10 <sup>-2</sup>	10 <sup>-3</sup>	10 <sup>-4</sup>	10 <sup>-5</sup>	10 <sup>-6</sup>	
12	+	+	*	-	-	-	-	a
	±	-	-	-	-	-	-	b
24	+	+	+	±	*	*	*	a
	+	±	-	-	-	-	-	b
36	+	+	+	+	*	*	*	a
	+	+	+	-	-	-	-	b
48	++	++	+	+	±	*	*	a
	++	++	+	±	±	-	-	b
60	++	++	++	+	±	±	*	a
	++	++	++	+	+	±	-	b
72	++	++	++	++	+	±	±	a
	++	++	++	++	+	+	±	b
84	++	++	++	++	++	+	+	a
	++	++	++	++	++	+	+	b

l'effet de la dilution s'estompe, les courbes tendent à se rejoindre. Les pH ont été mesurés à chaque prélèvement : ils s'abaissent légèrement au début de la phase de croissance logarithmique de 7,5 à 7,2 pour se relever ensuite vers 7,8 à 8.

2) Une appréciation uniquement qualitative a permis de porter sur le tableau II les résultats obtenus sur milieu solide gélosé en boîtes de Pétri, la quantité de culture liquide fournie étant la même pour chaque dilution (une ôse de l'ensemencement). Quand la croissance est achevée, toutes les cristallisations sont semblables. Les effets de la dilution s'estompent avec le temps et la calcification est bien fonction de la croissance. Sur milieu solide, le pH a été pris un mois après l'ensemencement, il est en tous endroits très alcalin, stabilisé aux environs de 9. Une autre expérimentation simple montrant cette même relation croissance-cristallisation repose sur l'utilisation de toluène. Cet inhibiteur déposé à l'aide d'une micropipette en un point précis de la colonie en plein développement arrête la croissance tant des Bactéries que des cristaux. Ces derniers par conséquent gardent la taille qu'ils avaient au moment de l'intervention, alors que, de part et d'autre dans la colonie, ceux qui n'ont pas subi l'action du toluène atteignent une taille normale puisque la croissance bactérienne n'a pas été affectée dans ces zones.

## CONCLUSION

Nous avons vu dans la première partie de cette étude les résultats obtenus par Greenfield (1963) sur le métabolisme des Bactéries marines calcifiantes. Il n'y a, à notre connaissance, aucune donnée semblable dans le domaine limnique. Le seul parallélisme qu'il nous soit possible de faire, réside dans le relevé des pH de cultures sur milieu liquide (cf. p. 175) : l'abaissement momentané pendant les quelques six premières heures de culture, puis la remontée au delà du pH initial dans la phase logarithmique, semblent bien montrer l'existence d'un catabolisme enzymatique caractérisé par un dégagement de  $\text{CO}_2$  qui précède celui du  $\text{NH}_4$ . Comme pour la formation d'aragonite en milieu marin, des Bactéries banales protéolytiques et ammonifiantes peuvent être impliquées dans la calcification de la calcite. Mais il faudrait là aussi connaître la nature des phases qui mènent à la précipitation du carbonate de calcium. Des tests, pour cette raison, ont été faits sur l'anhydrase carbonique : ils se sont révélés négatifs (Billy et coll., 1979).

Une certaine variété de formes cristallines – observée selon que l'on examine les productions d'une Pseu-

domonadacée, d'un Bacille, voire d'un Microcoque – fait que l'on peut déjà attribuer lors de l'examen rapide d'un milieu gélosé, sous le microscope optique, la responsabilité de la cristallisation à tel ou tel germe bactérien.

Cette variété pourrait plaider en faveur d'une intervention active des microorganismes plutôt qu'en un chimisme passif. Loewenstam et Eppler (1957) suggéreraient déjà de considérer comme le signe d'un processus biologique le fait que le carbonate de calcium précipite en milieu marin sous forme d'aragonite plutôt que de calcite.

Il faut toutefois garder à l'esprit la notion que présence ne signifie pas activité continue. Ce sont les conditions du milieu qui dictent l'intervention des différents facteurs – tant physicochimiques que biologiques – dans les sédiments.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADOLPHE, J.P. et C. BILLY, 1974. Biosynthèse de calcite par une association bactérienne aérobie. *C.R. hebd. séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, Sci. Nat., **278** : 2873-2875.
- BILLY, C., 1975. Isolement des constituants d'une association bactérienne productrice de calcite. *C.R. hebd. séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, Sci. Nat., **281** : 621-623.
- BILLY, C. et A. CAILLEUX, 1968. Dépôts dendritiques d'oxydes de fer et de manganèse par action bactérienne. *C.R. hebd. séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, Sci. Nat., **266** : 1643-1645.
- BILLY, C. et A. CAILLEUX, 1969. Dendrites de manganèse et bactéries. *Sci. Prog. Découverte*, **3414** : 381-385.
- BILLY, C. et M.A. CHALVIGNAC, 1976. Rôle des facteurs biologiques dans la calcification des grottes de Lascaux et de Font de Gaume. *C.R. hebd. séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, Sci. Nat., **283** : 207-209.
- BILLY, C., J. FOURNIE, P. CARPENTIER et M. CHETAIL, 1979. Bactéries calcifiantes et anhydrase carbonique. *C.R. hebd. séances Acad. Sc., Paris*, sér. D, Sci. Nat., **288** : 1687-1690.
- BRISOU, J., C., TYSSET, Y. de RAUTLIN de la ROY, R. CURCIER et R. MOREAU, 1964. Etude sur la chitinolyse en milieu marin. *Ann. Inst. Pasteur Paris*, **106** : 469-478.
- GREENFIELD, L.J., 1963. (cf. I) (id.).
- LOEWENSTAM, H.A. et S. EPPLER, 1957. On the origin of sedimentary aragonite needles of the Great Bahama Bank. *J. Géol.*, **65** : 367-375.
- MULDER, E.G., 1972. Le cycle biologique tellurique et aquatique du fer et du magnésium. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **9** (3) : 321-348.
- ZO BELL, C., 1963. Domain of the marine microbiologist. *Sympos. on marine microbiology*. Ch. Thomas Publish. : 1-24.

Accepté le 14 avril 1979

# ÉTUDE BIOMÉTRIQUE ET PONDÉRALE D'UN DERMAPTÈRE Région de Banyuls-sur-Mer (P.-O.) : *Euborellia Moesta* Gène (Carcinophoridae)

Monique DAUTA-DUPUY

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier  
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex

DERMAPTÈRES  
*EUBORELLIA MOESTA*  
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE  
MORPHOLOGIE  
TAILLE ET POIDS

**RÉSUMÉ.** – L'étude biométrique et pondérale des différents stades de développement d'*Euborellia moesta* a été effectuée. La croissance de taille peut être représentée par une droite, et la croissance pondérale, par une courbe exponentielle. Par suite de nombreux chevauchements entre les mesures ou les pesées relatives à des stades consécutifs, l'étude biométrique ou pondérale des individus ne permet pas de remplacer l'observation de la morphologie antennaire, pour la détermination des stades larvaires.

DERMAPTERA  
*EUBORELLIA MOESTA*  
LARVAL STAGES  
MORPHOLOGY  
SIZE AND SHAPE

**ABSTRACT.** – The biometric and weight study of the different stages of development in *Euborellia moesta* is presented. The growth in size may be represented by a straight line, and the growth in weight by an exponential. Because of numerous overlap between measurements or weighings of successive stages, the biometric and weight study cannot serve as a substitute for the observation of antennal morphology for the determination of larval stages.

*Euborellia moesta* est un Dermaptère fort peu étudié : Krausse (1911), Miquel (1961) et Dauta-Dupuy (1978). Miquel a esquissé l'étude biométrique des différents stades, mais n'a pas effectué l'interprétation statistique des résultats. L'étude pondérale n'a, à notre connaissance, jamais été réalisée.

Le but de cette étude, est de voir si la connaissance des moyennes de taille et de poids relatives à chaque stade, peut permettre de distinguer les différents stades larvaires avec certitude. Le moyen utilisé jusqu'à présent pour tous les Dermaptères était l'observation du nombre et de la morphologie des segments antennaires : Giles (1952), sur *A. littorea* ; Henson (1947) et Lhoste (1942), sur *F. auricularia* ; Caussanel (1966), sur *L. riparia*. Ce procédé se révèle souvent aléatoire, par suite de cassures ou de malformations des antennes.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus sont récoltés au hasard, en diverses stations présentant des microclimats différents, et suffisamment éloignées les unes des autres pour que nous puissions affirmer que les Insectes n'ont aucun lien de parenté entre eux. Ce dernier point est essentiel, pour que l'interprétation statistique des données ait une signification.

Ces stations sont situées dans les bois de chênes-lièges entourant Banyuls-sur-Mer. Les récoltes ont été effectuées en période « estivale », de mai à septembre.

Pour l'étude biométrique, nous faisons sur chaque individu trois mesures : longueur de la capsule céphalique (LC), largeur de la capsule céphalique (lc), et lon-

gueur des cerques (CQs) (Fig. 1). La longueur totale du corps n'est pas prise en considération, car elle est sujette à des variations selon que l'abdomen est contracté ou distendu. Nous référant aux travaux de Cousin (1948, repris en 1974 et 1975), nous allons prendre comme valeur représentative de la taille, un terme S.3 qui lui est proportionnel, puisqu'il est égal à la somme de trois mesures : LC + lc + CQs. Cette méthode a été reprise par d'autres auteurs : Penrose (1964) et Lauga (1976).

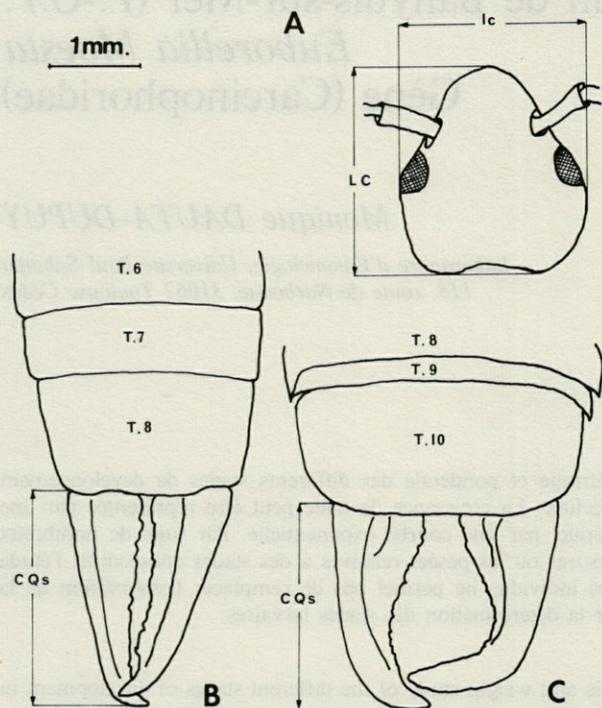


Fig. 1. — Représentation schématique des mesures effectuées. A) mesures de la capsule céphalique; LC : longueur de la capsule céphalique; lc : largeur de la capsule céphalique. B) mesure des cerques chez les larves et les adultes femelles. C) mesure des cerques chez les adultes mâles; CQs : longueur des cerques.

*Schematic representation of measurements. A) measurements of the cephalic capsule; LC : length of the cephalic capsule; lc : width of the cephalic capsule. B) measurements of the cerci of the larvae and of the adult females. C) measurements of the cerci of the adult males; CQs : length of the cerci.*

Pour l'étude pondérale, nous pesons les individus de tous stades récoltés dans la nature, dès leur arrivée au laboratoire. Pour chaque stade, larvaire ou adulte, nous calculons le poids moyen.

Dans l'interprétation graphique des résultats, nous transformons les moyennes relatives à chaque stade (taille moyenne ou poids moyen), en logarithmes pour linéariser les phénomènes.

## ÉTUDE BIOMÉTRIQUE

### 1. Répartition des « tailles »

Pour chaque stade, nous avons tracé un histogramme de répartition des « tailles ». Les classes sont de 0,3 mm et les fréquences sont exprimées en valeur réelle (la taille réelle n'étant pas connue, c'est en fait la répartition du terme S.3 que nous étudions).

Figure 2, les mesures sont groupées pour le stade L.1 (seulement trois classes), et s'étalent au fur et à mesure des stades (4 classes au stade L.2; 7 classes aux stades L.3, L.4, et L.5; 9 et 10 classes chez les adultes). Puisque la dispersion est d'autant plus grande que la moyenne des mesures est plus élevée, nous avons une croissance allométrique. La dispersion provoque des chevauche-

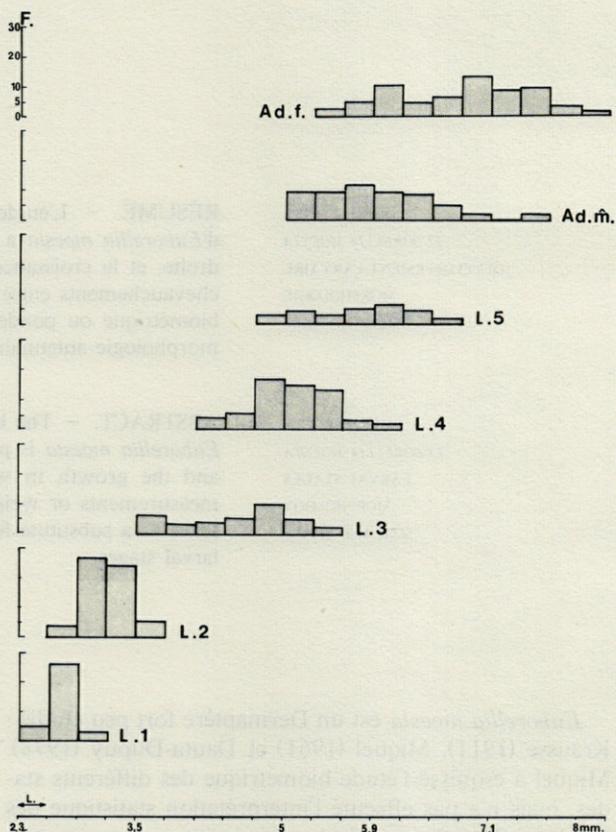


Fig. 2. — Répartition des « tailles » chez les insectes récoltés dans la nature, en période estivale. L : grandeur de la classe, exprimée en mm; F : fréquence des animaux présentant la « taille » considérée; L1, L2, L3, L4, L5 : histogrammes correspondant aux stades larvaires. Ad.F. : histogramme correspondant aux adultes femelles, Ad.M. : histogramme correspondant aux adultes mâles.

*Distribution of « sizes » in insects collected in the field, in summer. L : size of the class in mm; F : frequency of animals showing the considered « size »; L1, L2, L3, L4, L5 : histograms of the larval stages; Ad.F. : histograms of adult females; Ad.M. : histogram of adult males.*

ments entre les mesures relatives à des stades différents. Ce dernier fait avait déjà été signalé dans l'espèce voisine *Euborellia annulipes* (Bharadwaj, 1966).

## 2. Etude de la croissance larvaire

Nous avons étudié la croissance du terme S.3, et la croissance particulière de chaque partie mesurée : LC, 1c et CQs. Tableau I, nous avons porté les dimensions moyennes observées pour chaque stade.

TABLEAU I

Valeur moyenne des mesures effectuées sur des individus de différents stades, récoltés en période estivale.

Mean value of the measures made on specimens of different stages, sampled in the summer period.

STADE	Nombre de mesures	LC moyen mm	1c moyen mm	CQs moyen mm	S.3 moyen mm
L.1	34	0,93	0,83	0,95	2,71
L.2	60	1,10	0,94	1,15	3,19
L.3	35	1,54	1,34	1,65	4,53
L.4	55	1,71	1,50	1,86	5,07
L.5	26	1,92	1,67	2,11	5,69
A.m	60	1,98	1,71	2,19	5,90
A.f	60	2,20	1,92	2,67	6,78

Nous posons  $Y = \log$ arithme de la valeur moyenne de la mesure considérée, et  $X =$  les différents stades. Dans ces conditions, les équations des courbes de régression de  $Y$  sur  $X$ , illustrant la croissance seront les suivantes :

- Croissance du terme représentant la taille  
Individus mâles :  $Y = 0,0724 X + 0,3874$   
Individus femelles :  $Y = 0,0805 X + 0,3669$
- Croissance de LC  
Individus mâles :  $Y = 0,0712 X - 0,0855$   
Individus femelles :  $Y = 0,0777 X - 0,1007$
- Croissance de 1c  
Individus mâles :  $Y = 0,0670 X - 0,1249$   
Individus femelles :  $Y = 0,0472 X - 0,1417$
- Croissance de CQs  
Individus mâles :  $Y = 0,3453 X - 1,3170$   
Individus femelles :  $Y = 0,3576 X - 1,3457$

Ces courbes sont des droites de la forme  $Y = aX + b$ . Nous avons contrôlé leur linéarité par la méthode des polynômes orthogonaux (Van der Waerden, 1967). La croissance de taille se fait donc régulièrement tout au long du développement chez *Euborellia moesta* (Fig. 3).

## ÉTUDE PONDÉRALE

Pour tracer les courbes de croissance, nous calculons les courbes de régression de  $Y$  sur  $X$ , avec  $Y = \log$ arithme du poids moyen, et  $X =$  les différents

stades. Comme dans le paragraphe biométrie, nous déterminons la nature de la régression par la méthode des polynômes orthogonaux.

TABLEAU II

Poids moyen des individus des différents stades, récoltés dans la nature en période estivale.

Mean weight of the specimens at different stages, sampled in the field during the summer.

STADE	Nombre de pesées	Poids moyen (en mg)
L.1	96	1,8854
L.2	140	4,5778
L.3	79	11,1303
L.4	72	26,7708
L.5	51	40,3313
A.m	92	46,4869
A.f	73	62,6013

Contrairement à ce qui se passait pour la croissance de taille, les courbes de croissance du poids sont de la forme  $Y = aX^2 + bX + c$ . La croissance pondérale se fait donc de façon exponentielle : elle croît uniformément jusqu'au stade L.4, puis ralentit à la dernière mue larvaire. Ceci est surtout sensible chez les mâles (Fig. 3). Chez les femelles, l'augmentation de poids se poursuit à cause de l'évolution de la vitellogenèse.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

En comparant les graphiques représentant la croissance de taille et la croissance pondérale (Fig. 3), nous voyons que celles-ci ne se font pas de la même façon. La croissance de taille est linéaire, la taille augmente donc régulièrement à chaque mue. La croissance pondérale se fait de façon exponentielle.

Ce dernier point est fréquent chez les Insectes (Plantevin, 1975). Chez *Galleria mellonella*, cet auteur montre qu'en fait la courbe de croissance pondérale présente une courte période de latence en fin de stade, juste avant la mue (période due à l'arrêt de prise de nourriture), puis redevient ascendante après la mue, dès que l'Insecte se nourrit à nouveau et que les téguments sont sclérifiés. Si au lieu de faire une pesée par stade, nous avons fait une pesée tous les jours ou tous les  $x$  jours, nous aurions certainement fait la même observation que Plantevin.

Une étude de la distribution des poids à l'intérieur d'un même stade, nous a montré que, tout comme dans le cas des tailles, des chevauchements s'effectuent d'un stade à l'autre (principalement dans les stades âgés). Dans les deux cas, ces chevauchements sont dus à un

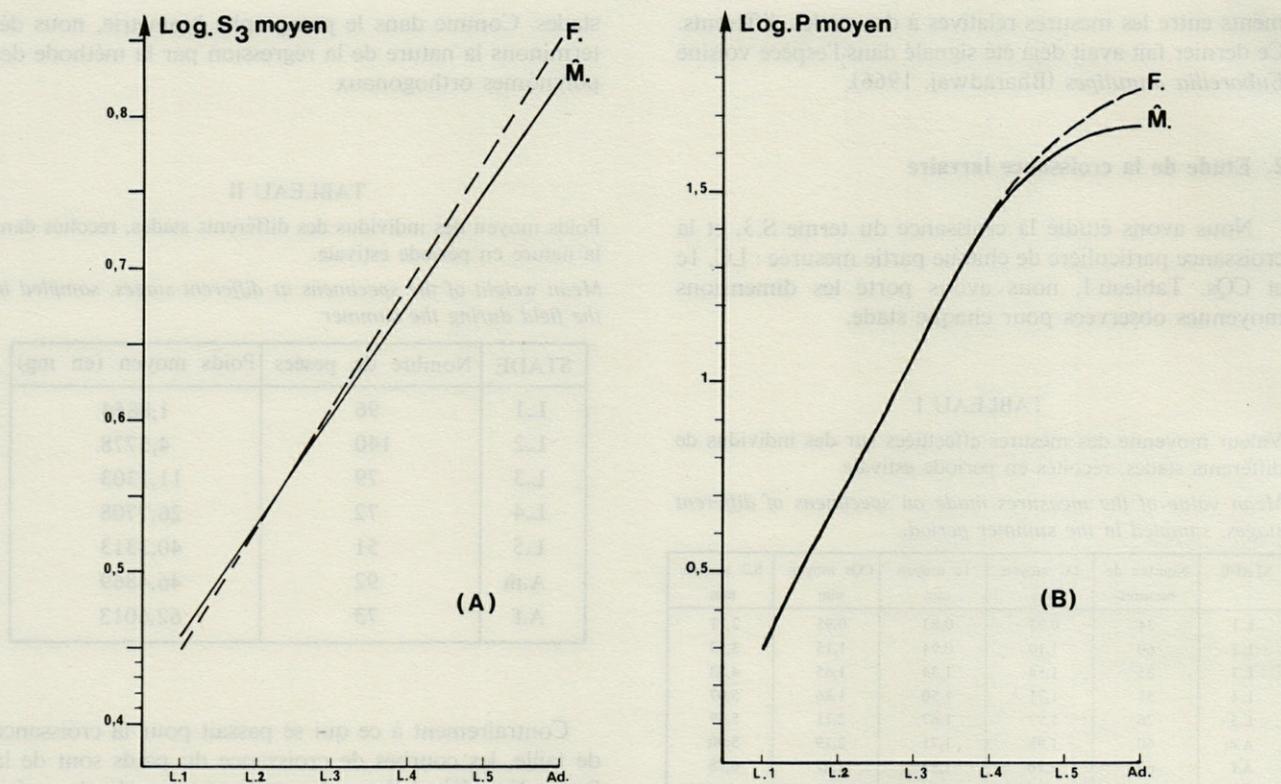


Fig. 3. — A) droite de régression de Y sur X représentant l'allométrie de croissance; B) courbe de régression de Y sur X représentant la croissance pondérale; F) individus femelles; M) individus mâles.

A : regression line of Y upon X showing the allometric growth; B : regression curve of Y upon X showing the increase of weight; F : females; M : males.

trop important étalement des données à l'intérieur des stades. Cette dispersion des poids peut avoir plusieurs explications. Nous pouvons tout d'abord considérer que, les individus provenant de stations différentes, n'ont pas disposé des mêmes quantités de nourriture. Nous devons considérer également que, si nous avons pu déterminer le stade par la morphologie antennaire, nous n'avons pas pu préciser l'âge des individus à l'intérieur du stade considéré. D'où la possibilité d'avoir regroupé dans un stade larvaire, des individus d'âges très différents. Nous devons enfin tenir compte du fait que, le sexe ne pouvant être déterminé chez les larves, les mesures relatives aux mâles et aux femelles sont mélangées dans tous les stades larvaires. Nous pouvons donc penser que ce dernier point contribue à accroître de façon notable la dispersion des mesures à l'intérieur des stades.

En conclusion, nous dirons que l'étude biométrique et pondérale du développement post-embryonnaire de *Euborellia moesta*, permet une meilleure connaissance de cette espèce, mais les moyennes établies pour chaque stade ne permettent pas de préciser les limites en taille ou en poids des différents stades, en raison des écarts observés par rapport à ces moyennes. Dans ces conditions, l'étude biométrique ou pondérale des individus ne pourra pas permettre de déterminer, à elle seule,

le stade de développement, et de ce fait, ne pourra pas se substituer à l'observation de la morphologie antennaire.

Nous noterons cependant que les deux méthodes associées, étude biométrique et pondérale d'une part et observation de la morphologie antennaire d'autre part, constituent un bon moyen de distinction des différents stades larvaires.

## BIBLIOGRAPHIE

- BHARADWAJ, R.K., 1966. Observations on the bionomics of *Euborellia annulipes* (Lucas) (Dermaptera Labiduridae). *Ann. entomol. Soc. Am.*, **59** : 441-450.
- CAUSSANEL, C., 1966. Etude du développement larvaire de *Labidura riparia*. *Anns. Soc. entomol. Fr., N.S.*, **2** : 469-498.
- COUSIN, G., 1974. Contribution des techniques de la biométrie et de la statistique à la connaissance de l'espèce. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **108** (4) : 283-406.
- COUSIN, G., 1975. Contribution des techniques de la biométrie et de la statistique à la connaissance de l'espèce. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **109** (1) : 3-91.
- DAUTA-DUPUY, M., 1978. Contribution à l'étude d'un Dermaptère méditerranéen : *Euborellia moesta* Gén. (Carcinophoridae). Recherches biologiques et autoécologiques. *Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Toulouse III*, 97 p.

- DAUTA-DUPUY, M., 1979. Comportement parental et développement embryonnaire chez *Euborellia moesta* Gén. (Dermaptère : Carcinophoridae). *Vie Milieu*, **28-29** (2C) : 203-210.
- GILES, E.T., 1952. The growth of the head capsule and antennae of *Anisolabis littorea*. *Proc. R. entomol. Soc. Lond.*, Ser. A Gen. entomol., **27** : 91-98.
- HENSON, H., 1947. The growth and form of the head and antennae in the earwig, *Forficula auricularia* L. *Proc. Leeds philos. lit. Soc. Sci. Sect.*, **5** : 21-32.
- KRAUSSE, A.H., 1911. *Euborellia moesta* Gén., ein Dermapteron als räuber von Ameisenlöwen aus Sardinien. *Biol. Zentralbl.*, **31** : 124-128.
- LAUGA, J., 1976. Recherches quantitatives sur le polymorphisme phasaire du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. (Insecte Orthoptère). *Thèse Doct. Sci. nat., Univ. Toulouse III*, 500 p.
- LHOSTE, J., 1942. Les stades larvaires et la division des articles antennaires chez *Forficula auricularia*. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **47** (3-4) : 35-38.
- MIQUEL, M.L., 1961. Biologie et comportement de *Euborellia moesta* (Dermaptère). *Thèse Spécialité, Fac. Sci. Toulouse*, 80 p.
- PENROSE, L.S., 1964. Distance, size and shape. *Ann. Eugen.*, **18** : 337-343.
- PLANTEVIN, G., 1975. Contribution à l'étude de la biologie de *Galleria mellonella* : mues, croissance et développement. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7** (3) : 365-397.
- VAN DER WAERDEN, B.L., 1967. *Statistique mathématique*. Paris, Dunod éd., 371 p.

Accepté le 6 septembre 1978



## ANALYSES D'OUVRAGES

« VERGLEICHENDE VERHALTENSFORSCHUNG, GRUNDLAGEN DER ETHOLOGIE » (Etude du comportement comparé, Les bases de l'Ethologie). LORENZ, K. (1978). Springer Verlag Wien et New York, 321 pp. avec 1 portrait et 32 fig. ISBN 3-211-81500-7. Prix : 39 DM

« LEK BEHAVIOR IN THE GOLDEN-HEADED MANAKIN, PIPRA ERYTHROCEPHALA, IN TRINIDAD (WEST INDIES) ». Fortschritte der Verhaltensforschung. LILL, A. (1976). Advances in Ethology, Fasc. 18, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 84 pp., 46 fig. et 32 tableaux. Prix : 58 DM

Konrad Lorenz a fortement influencé l'évolution de l'éthologie, mais avec lui, bien que souvent qualifié d'objectiviste, la nouvelle science a vite dépassé les limites de l'objectivité pure. La controverse, notamment avec Lehrmann, prit bientôt des formes polémiques, d'autant plus que Lorenz se perd facilement dans des réflexions philosophiques et que beaucoup de ses affirmations sont d'origine intuitive et ne résistent pas toujours aux contre-attaques.

Dans le présent ouvrage, Lorenz revient aux grandes constructions d'idées de la méthodologie, aux mécanismes physiologiques phylogénétiquement programmés du comportement et à son sujet préféré, la modification adaptative du comportement. En parcourant l'introduction historique (1-9), le lecteur comprendra le but poursuivi par Lorenz. Il veut démontrer à tout un chacun, aussi nettement que possible, que pour le bon développement d'une nouvelle branche de recherche – et c'était le cas de l'éthologie en 1935 – une base de pensée très large est absolument indispensable.

De cette époque date une conférence de Lorenz sur « La notion de l'instinct jadis et aujourd'hui » qui permit, au cours de la discussion, la première confrontation avec Erich von Holst. Cette rencontre avait été préparée par Gustav Kramer qui, connaissant bien les deux hommes, pensait que les résultats de von Holst obtenus sur la base de la physiologie nerveuse expérimentale et les observations faites par Lorenz sur les animaux intacts étaient étroitement liés. Lors de la fondation de l'Institut Max Planck pour l'Etude du Comportement à Seewiesen en 1957, les deux hommes se retrouvèrent dans la fonction de co-directeurs ce qui leur a permis de donner en commun des impulsions décisives aux recherches éthologiques. Passons ici sur la suite des événements.

Ce livre de Lorenz, publié à l'occasion de son 75<sup>e</sup> anniversaire, n'est pas un traité et ne prétend pas l'être. Considérons-le comme les « mémoires spirituelles » d'un des co-fondateurs de l'éthologie.

Armin HEYMER

Les Piprides sud-américains sont un groupe d'oiseaux chez lesquels la formation de la cohésion du couple font défaut. Les mâles entretiennent des arènes de parade nuptiale – comme nous les connaissons chez nos Chevaliers combattants – dans lesquelles ils se livrent seuls à l'activité de la parade nuptiale et auxquelles les femelles rendent régulièrement visite. Chez l'espèce *Pipra erythrocephala* que Lill a étudiée, chaque mâle possède à l'intérieur de l'arène un petit territoire individuel qu'il défend avec ardeur contre ses rivaux. Les succès d'accouplement, déterminés par le nombre d'accouplements observés et le nombre de femelles fécondées, ne se répartissent pas au hasard sur les mâles présents dans l'arène. La plupart des accouplements sont limités à un nombre relativement petit de mâles. Un mâle particulièrement privilégié a donc la possibilité de féconder un plus grand nombre de femelles que ses compagnons et possède en même temps, génétiquement parlant, un plus grand nombre de descendants. 25 % seulement des femelles connues ont rendu visite à plus d'une arène. La plupart des femelles ne copule qu'une fois par saison. Sur 12 % de femelles polyandriques, la moitié choisissait de manière constante un mâle déterminé. La répartition des accouplements parmi les mâles est déterminée en premier lieu par les femelles. Les mâles possédant des territoires individuels juxtaposés à l'intérieur de l'arène ont, en moyenne, un plus grand succès d'accouplement que ceux dispersés autour de l'arène. La vie en groupe de ces mâles est un facteur important pour l'attraction de la stimulation des femelles et les succès d'accouplement plus élevés montrent que la vie en groupe a des avantages sélectifs. Etant donné que les mâles d'un tel groupe n'ont pas tous été couronnés de succès, il paraît cependant évident que d'autres facteurs jusqu'ici inconnus influencent le choix des femelles. Dans les arènes, il a pu être observé qu'il existe une stimulation sociale du comportement agressif, mais nullement du comportement de parade nuptiale.

Les travaux futurs concernant le problème du comportement de parade nuptiale en arène devraient com-

porter davantage de données écologiques, car il semble de plus en plus probable que de nombreuses réponses concernant l'évolution de la parade nuptiale collective soient contenues dans le domaine de l'écologie.

Le prix de ce fascicule est vraiment trop élevé.

Armin HEYMER

#### THE ECOLOGY OF VERTEBRATE OLFACTION.

D. MICHAEL, STODDART. Chapman and Hall, Londres, 1980, 234, nbses fig.

L'olfaction et les odeurs ont longtemps échappé à l'analyse scientifique et, bien que l'on ait donné à l'odorat un rang égal à celui de la vision ou de l'audition, il a fallu attendre le milieu du siècle pour qu'un nouvel essor soit donné aux recherches.

Ce livre fait le point des connaissances acquises et examine le rôle que les odeurs et leur perception jouent par rapport à la vision et l'audition dans l'écologie et l'éthologie des Vertébrés. La remarquable similitude de structures anatomiques que l'on constate depuis les poissons jusqu'aux mammifères, s'est cependant accompagnée, au cours de l'évolution des Vertébrés, d'un accroissement du paléocortex olfactif, en même temps que se sont développés les hémisphères cérébraux. Les odeurs perçues par l'intermédiaire de ces structures sont émises par l'environnement mais aussi par les animaux eux-mêmes : chez les mammifères en particulier, des glandes produisant des substances odorantes de nature chimique variée, sont réparties dans diverses régions du corps.

L'odorat permet d'abord de détecter des ressources alimentaires et, dans de nombreux cas, on a pu mettre en évidence des réponses innées aux stimulus olfactifs : les herbivores choisissent de cette façon leur nourriture et les petits prédateurs repèrent leurs proies.

Au cours des processus de la reproduction l'olfaction permet la reconnaissance de l'état sexuel du partenaire et elle joue un grand rôle dans l'attraction sexuelle comme on a pu le constater chez des poissons, des reptiles, des oiseaux ou des mammifères. Les rapports des parents et de leur progéniture et ceux des adultes entre eux peuvent être également régis par des odeurs ainsi que les rapports de hiérarchie, de territorialité ou d'agressivité, de peur ou de défense.

Les individus appartenant à une même espèce se reconnaissent entre eux et se distinguent des espèces voisines ; à la limite chaque individu peut être identifiable par ses semblables à son odeur.

L'olfaction joue aussi dans certains cas un rôle primordial dans la navigation à distance, l'orientation et la reconnaissance des lieux, en particulier lors des migrations des poissons, des tortues ou même des oiseaux.

Bon nombre de problèmes liés à l'émission et à la perception des odeurs sont encore envisagés dans cet ouvrage passionnant ; il évoque en particulier les applications des recherches sur la biologie de l'olfaction : protection des cultures, émission de produits attractifs et répulsifs, amélioration des conditions, de reproduction des animaux domestiques, etc.

Une bibliographie de près de 500 titres récents complète notre documentation.

F. PETTER

© Masson, Paris, 1981

Le Directeur de la publication : J. SOYER

---

*Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.*

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1<sup>er</sup> de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

---

Masson, éditeur, Paris – Dépôt légal : 1<sup>er</sup> trimestre 1980 – N° d'ordre : 5231  
Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP – Dépôt légal n° 407 – juillet 1981

Printed in France

Commission paritaire : n° 22217



# INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

## TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées (ne pas excéder 20 pages) sont présentés en trois jeux complets, sous leur forme définitive.

Le titre du manuscrit doit être le plus court possible; il est suivi du prénom et du nom de l'auteur (ou de chacun des auteurs) ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail.

Chaque manuscrit comportera :

- un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
- des mots clés français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par les revues analytiques,
- un titre abrégé pour haut de page (60 signes et espaces au plus),
- la traduction anglaise du titre de l'article,
- une liste hors texte des légendes des illustrations et leur traduction en anglais,
- une liste hors texte des légendes des tableaux numérotés en chiffres romains et traduites en anglais.

Les noms d'auteurs figurent en capitale ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) en italiques ou soulignés d'un seul trait.

Les références bibliographiques des auteurs cités dans le texte sont regroupées à la fin du manuscrit dans l'ordre alphabétique des noms d'auteur; elles doivent être conformes aux modèles suivants :

GRIFFITHS C.L., and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative Abundance of species in a benthic community. *In* *Biology of Benthic Organisms*. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (World list of Scientific Periodicals).

Les notes infrapaginales et les remerciements seront aussi brefs que possible.

## ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être soigneusement exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres « transfert » par caractères autocollants (de préférence « Futura ») pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est  $17 \times 24,35$  cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de  $17/24,35$  cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

Regrouper les similis (photographies, lavis...) en planches. Employer une échelle graphique qui sera réduite avec la figure, et un lettrage par transfert. Tableaux et planches similis sont numérotés de I à N en chiffres romains. Limiter le nombre des tableaux et ne retenir que ceux qui sont indispensables à la compréhension du travail.

La revue publie gratuitement 2 planches au trait pleine page et 1 seule planche en simili; les illustrations supplémentaires ou en couleurs sont facturées aux auteurs.

## ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé à l'auteur qui doit retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

25 tirés à part par article sont offerts. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

# VIE ET MILIEU, 1980, 30 (2)

## SOMMAIRE – SUMMARY

Variations du taux d'assimilation du $^{14}\text{C}$ par le phytoplancton en fonction de la durée d'incubation. <i>Variations in the uptake rate of <math>^{14}\text{C}</math> by phytoplankton related to different lengths of incubation time.</i>	G. JACQUES	91
Origine et importance des apports sestoniques au niveau des communautés benthiques des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer. <i>Origin and importance of seston sedimentation for benthic community of coastal terrigenous muds of Banyuls-sur-Mer.</i>	F. de BOVÉE et D. DELILLE	97
Analyse factorielle en composantes principales de données climatologiques dans la région des Pyrénées-Orientales. <i>Factorial analysis in main components of climatological data obtained in the area of the Pyrénées-Orientales.</i>	A. FABRE et G. GUERRIER	105
Variations saisonnières de la densité du Macrobenthos dans l'étage circalittoral: exemple de l'Annélide Polychète <i>Terrebelides stroemi</i> pour la région de Banyuls, Méditerranée Occidentale. <i>Seasonal variations of macrobenthos density at the circalittoral level as illustrated by the polychaetous annelid Terrebelides stroemi in the area of Banyuls-sur-Mer (Western Mediterranean).</i>	J.C. DUCHÊNE	113
Contribution à l'étude écologique des milieux saumâtres Méditerranéens. I – Les principaux caractères physiques et chimiques des eaux de l'Etang de Citis (B.-d.-R.). <i>Contribution to the ecological study of Mediterranean brackish systems. I – The main physical and chemical characteristics of the waters of the Lagoon of Citis (Bouches-du-Rhône).</i>	J.P. BAUDIN	121
Ecologie des Annélides Polychètes de quelques plages de la baie d'Algéciras (Espagne). <i>Ecology of the polychaetous annelids of some beaches in the bay of Algeciras (Spain).</i>	V. RODRIGUEZ, M. IBANEZ et J. RODRIGUEZ	131
Régime alimentaire de <i>Galeus melastomus</i> Rafinesque, 1810 : <i>Etmopterus spinax</i> (L., 1758) et <i>Scymnorhinus licha</i> (Bonnaterre, 1788) en Méditerranée Occidentale. <i>Natural diets of Galeus melastomus Rafinesque, 1810 : Etmopterus spinax (L., 1758) and Scymnorhinus licha (Bonnaterre 1788) in the Western Mediterranean.</i>	E. MACPHERSON	139
Croissance et cycle reproducteur du Crustacé Isopode Oniscoïde <i>Eluma purpurascens</i> Budde-Lund : Etude dans la nature et au laboratoire sous différentes conditions de température et de photopériode, d'une population du centre-ouest de la France. <i>Growth and reproductive cycle of the oniscoid isopod Eluma purpurascens Budde-Lund; in situ and laboratory study of a population of central west France under different temperature and photoperiod conditions.</i>	P. JUHAULT, J.P. MOCQUARD, N. BOUGRIER et G. BESSE	149
Contribution à l'étude du développement de l'Urodèle <i>Euproctus platycephalus</i> (Graverhorst, 1829). <i>Contribution to the study of the development of the urodel Euproctus platycephalus (Gravenhorst, 1829).</i>	M. ALCHER	157
Problèmes posés par le métabolisme de quelques Bactéries calcifiantes aérobies : I – Etude d'une association bactérienne Halophile productrice d'Aragonite en milieu marin. II – Etude de Bactéries productrices de calcite en milieu limnique. <i>Problems concerning the metabolism of some aerobic calcifying bacteria :</i>		
I – <i>Study of a halophilic bacterial association producing aragonite in sea water.</i>		165
II – <i>Study of bacteria producing calcite in limnic environment.</i>	C. BILLY	171
Etude biométrique et pondérale d'un Dermaptère de la région de Banyuls-sur-Mer (P.O.) : <i>Euborellia moesta</i> Gene (Carcinophoridae). <i>Study of biometric and weight of a dermapter of the area of Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) : Euborellia moesta Gene (Carcinophoridae).</i>	M. DAUTA-DUPUY	177
Analyses d'ouvrages. <i>Book reviews</i>		183

Analysé dans / indexed in: Current Contents (série "Agriculture, Biology and environmental Sciences"), Biological Abstracts, Zoological Record, Bulletin signalétique du CNRS, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Animal Behaviour Abstracts, Marine Science Contents Tables.